MBL/WHOI
0 0301 0014181 8

PFLANZENBIOLOGISCHE SCHILDERUNGEN

VON

DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK

UND DIREKTOR DES BOTANISCHEN GARTENS ZU MÜNCHEN.

ZWEITER TEIL.

ERSTE LIEFERUNG.

MIT 57 HOLZSCHNITTEN UND TAFEL X—XXV.

MARBURG

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1891.

T265 (1)

Vorwort.

Die Übersiedelung des Verfassers an einen andern Wohnort, welche eine Unterbrechung der diesen Schilderungen zu Grunde liegenden Untersuchungen bedingt, ist die Veranlassung, dass vom zweiten Teile zunächst nur eine Abteilung erscheint. Sie enthält zuerst eine Schilderung der Paramovegetation, welche bei einem Besuche der Kordillere von Merida entworfen wurde. Von besonderem Interesse war es mir, nach meiner Rückkehr aus Kihlmans trefflichen „Pflanzenbiologischen Studien aus Russisch-Lappland“ zu sehen, dass er für dies weit entlegene Gebiet unterdessen teilweise zu ganz ähnlichen Schlüssen gekommen war.

Von der Abhandlung über „Insektivoren“ erscheint zunächst nur der die Morphologie dieser Gruppe behandelnde Teil, der physiologische (nebst der Litteraturangabe) wird den Beginn der nächsten Abteilung bilden, auf welche sich auch Tafel XXIV und XXV beziehen, die, weil schon längst fertig gestellt, hier mit ausgegeben werden.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle für freundliche Unterstützung meinen Dank auszusprechen. Herr Dr. Schwacke in Rio de Janeiro hatte die Güte, mir Alkoholmaterial von Genlisea zu senden, und zu besonders lebhaftem Danke bin ich den Herren verpflichtet, welche mir bei meinen Wanderungen in Venezuela und Guiana mit Rat und That behilflich waren, so namentlich Herrn Professor Dr. Ernst in Caracas, den Herren Konsuln Petersen in

46421

Macuto und Birtner in Maracaibo, Herrn G. Jenman, Direktor des botanischen Gartens in Georgetown, und besonders auch Herrn Everard im Thurn in Morawhanna, dessen Gastfreundschaft zu Wasser und zu Lande mir sehr förderlich war. Nicht minder erwünscht ist es mir, der Mitarbeit des Herrn Dr. Giesenhagen hier zu gedenken, der nicht nur bei Anfertigung der Abbildungen, sondern auch bei den Untersuchungen selbst vielfach behilflich war. Bezüglich der ersteren sei auf die Verwendung der Photographie hingewiesen, und erwähnt, dass nach meinen Negativen Tafel X und XI als Heliogravüre, Tafel XX als Lichtdruck und verschiedene Textfiguren als Autotypie ausgeführt wurden.

Marburg, im August 1891.

K. Goebel.

IV.

DIE VEGETATION DER VENEZOLANISCHEN PARAMOS.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

„Asperrimae solitudines, quae a colonis hispanicis uno nomine Páramos appellantur, tempestatum vicissitudinibus mire obnoxiae, ad quas solutae et emollitae defluunt nives; ventorum flatibus ac nimborum grandinisque jactu tumultuosa regio, quae aeque per diem et noctes riget, solis nubila et tristi luce fere nunquam calefacta. Saxosa vix habitabilis regio, ob nimiam coeli intemperiem fere arboribus vacua, gramine raro et lichenibus vestita, quamque cadentes assidue nives saepe inviam efficiunt"

(Humboldt, de distributione plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem Prolegomena, nova genera et spec. plantarum I, pag. XXXVIII.)

*) Es ist eine etwas düstere Schilderung der Paramos, welche Humboldt in den oben angezogenen Worten entwirft, und wenn er die venezolanischen Paramos gesehen hätte, so wäre das Bild wohl ein etwas freundlicheres geworden. Immerhin aber glaube ich die folgende kurze Schilderung der biologischen Verhältnisse der Paramovegetation nicht besser einleiten zu können, als indem ich an die Definition erinnere, welche Humboldt in dem klassischen Werke gegeben hat, welchem die Pflanzengeographie so viel verdankt, klassisch nicht nur seinem Inhalt, sondern auch seiner Form nach.

Die venezolanischen Anden, ein östlicher Ausläufer der grossen Hauptkette, erheben sich über dem sumpfigen, dichtbewaldeten Tiefland, welches dem mit dem Meere in Verbindung stehenden See (Laguna) von Maracaibo angrenzt. Da der Abfall gegen das Tiefland ein steiler ist, so erschliessen sich dem Reisenden innerhalb weniger Tage die verschiedenen Höhenzonen der Vegetation, welche Humboldt geschildert hat. Freilich ist der Wald der Bergregion

*) Im Folgenden sollen einige charakteristische biologische Eigentümlichkeiten der Paramovegetation geschildert werden. Die Paramos bedürfen noch sehr der floristischen Durchforschung. Besucht wurden Paramo de Mucuchies, einige Paramos der Sierra nevada de Merida, Paramo de la Culata, Paramo zwischen Culata und Escagui, Paramo So. Domingo, Paramo Tuñame, Paramo Cristallina. Leider verhinderte mich die Erkrankung meiner beiden Begleiter an dem Besuch der gegen die Llanos hin gelegenen Paramos. Eine Aufzählung der von mir gesammelten Compositen nach Herrn Dr. F. W. Klatts Bestimmung giebt Anmerkung 1.

vielfach zerstört, aber wenigstens Anfang und Ende des Bildes sind im wesentlichen unverändert erhalten. Noch breitet sich, von den Vorhügeln der Kordillere aus gesehen (z. B. von Betijoque), der fieberreiche Wald um die Laguna wie ein weiter grüner See aus*), und auch die höchste der Vegetationszonen, die der Paramos ist wohl im wesentlichen unverändert, da hier die Kultur ganz fehlt und somit auch keine zerstörenden Einflüsse ausgeübt hat.

Wir verstehen hier unter „Paramo" die zwischen der Baumgrenze und der Schneegrenze gelegene Zone, es sind also die höchsten mit Vegetation bestandenen Teile der Kordilleren, teils Berghänge und Bergrücken, teils Hochthäler. In dem erzählenden Teile seines Reisewerkes**) bezeichnet Humboldt den Paramo als „einen gebirgigen, mit verkrüppelten Bäumen bewachsenen Landstrich, wo es beständig nasskalt ist". Allerdings werden auch einzelne mit Wald bestandene Gipfel Paramos genannt, so z. B. der Páramo de Canagua***) (2740 m) und der Páramo del Portachuelo, allein die allermeisten, von den Einwohnern Paramos genannten Striche sind baumlos, und es scheint mir deshalb angezeigter, auf sie diesen Begriff zu beschränken, da wenigstens für den wissenschaftlichen Sprachgebrauch kein Bedürfnis nach einem besonderen Namen für einen Wald besteht, der infolge besonders geschützter Lage in Höhen vorkommt, die sonst von Paramos eingenommen sind. So geht z. B. am Paramo Cristallina, einem der niedersten (3000 m), der Wald an vor dem Wind geschützten Stellen ganz herauf, und ebenso charakteristische Waldpflanzen, die sonst nicht in die Paramoregion heraufsteigen. Es ist eben offenbar nicht die mit der Höhe eintretende Temperaturverminderung als solche, sondern vor allem die Wirkung der schneidend kalten Winde, welche die Waldgrenze bedingt.

Meist sind es die Kämme der Gebirgskette, welche, soweit sie nicht von Schnee bedeckt sind (was in der venezolanischen Kordillere nur an wenig Stellen der Fall ist), Paramocharakter tragen, allein auch Hochthäler, wie z. B. das des Rio Mucujun, gehören hierher. Selbstverständlich ist eine scharfe Abgrenzung der Paramos gegen die Waldregion nicht möglich, da zwischen beiden Übergänge sich

*) Ganz ähnlich der Waldregion von Guiana, von einem der Hügel aus gesehen, die in dem sumpfigen Tieflande zuweilen sich finden.

**) Humboldt, Reise in die Äquinoktialgegenden I. Deutsch von Hauff. Stuttgart 1859. I. S. 255.

***) Sievers, Venezuela, pag. 131.

finden, und ebensowenig lässt sich eine bestimmte untere Höhengrenze der Paramos angeben. Der Wald geht nach oben hin mehr oder weniger in Buschwald über, der in seiner Gestaltung (natürlich aber nicht in seiner Zusammensetzung) mich lebhaft an die Buschwälder Korsikas erinnerte. Denn hier wie dort besteht er hauptsächlich aus Sträuchern oder kleinen Bäumen mit meist kleinen lederigen Blättern*). Einerseits nun gehen die Sträucher vielfach in die niedrigeren Regionen der Paramos hinein, und bilden so einen Bestandteil der Vegetation derselben, andererseits erstreckt sich der Buschwald namentlich in Thälern oder an anderen vor den kalten Winden geschützten Stellen oft weit hinauf, und wo Wald abgeschlagen oder abgebrannt ist, nimmt die Paramovegetation Besitz vom Boden, und man findet dieselbe dann auch unter 3000 m herabgehen, was man sonst als durchschnittliche untere Grenze bezeichnen kann. So traf ich Paramovegetation an einer Stelle im Thale des Rio Mucujun, wo Wald abgeschlagen war, schon bei 2600 m; in der Sierra nevada von Merida sind einzelne Strecken mit Paramovegetation zwischen den Wald eingesprengt — vielleicht haben auch sie früher Wald getragen.

Charakteristisch für die venezolanische Paramovegetation ist nun vor allem eine Pflanze, das „Frailejon", die Arten der Gattung Espeletia und die ihnen im Habitus ähnlichen Culcitium-Arten. Sie verleihen den Paramos schon von weitem gesehen ein eigentümliches Aussehen. Namentlich wenn die Sonne auf die Berghalden scheint, so erscheinen diese als grünliche (oder, wenn andere Pflanzen fehlen resp. sehr zurücktreten, als dunkle) Flächen, auf denen zahlreiche weisslich-graue Punkte sich abheben; dies sind die Frailejonpflanzen, beim Näherkommen erkennt man die weissfilzigen Blattrosetten der Espeletien. Im unteren Teile der Paramos**) treten sie gemischt auf mit zahlreichen anderen Pflanzen, von denen einzelne teilweise unten noch zu erwähnen sein werden, Melastomaceen, Myrtaceen, zahlreichen Compositen. Geht man weiter hinauf, so bilden sie, ab-

*) Bei den Macquis sowohl als den kleinen Bäumen resp. Sträuchern an der Waldgrenze der Kordillere handelt es sich um Schutz des Blattes gegen starke Transpiration, beim letzteren Fall kommt namentlich der starke Wind in Betracht.

**) Der Getreidebau geht in der Kordillere teilweise bis in die Paramos hinauf, und so traf ich denn gelegentlich Espeletien auch als Unkraut auf Weizenäckern.

gesehen von niedrigen Alpenkräutern, Gräsern und Farnen, die einzige Vegetation. Während sonst, z. B. in den Alpen, die Pflanzen im allgemeinen um so zwergiger werden, je höher oben sie wachsen, ist dies bei den Espeletien keineswegs der Fall. Die einzelnen Arten sind von verschiedener Grösse und auch der Habitus stimmt nicht bei allen überein. Es giebt unter den Frailejon (worunter wir Espeletia und Culcitium zusammenfassen, obwohl sie verschiedenen Unterabteilungen der Compositen angehören) solche, deren Blattrosetten sich nicht über den Boden erheben, und die im Boden mit einer Knolle festsitzen (z. B. Espeletia Weddellii und Schultzii, Culcitium molle u. a.), andere, deren Blattrosetten auf einem kürzeren oder längeren, von alten abgestorbenen Blättern bedeckten Stamme sitzen. Espeletia corymbosa z. B. (Taf. XI) besitzt an kräftigen Exemplaren Blattrosetten von über 1 m Durchmesser*) und zahlreiche mannshohe Blütenstände mit gelben Blütenköpfen, deren Fülle und Farben den Paramo nicht so düster erscheinen lassen, als er sonst aussehen würde. Die grösste Espeletiaform mit dicken, von einem Mantel alter abgestorbener und schwarz gewordener Blätter eingehüllter Stämme, welche eine Höhe von 2 m und mehr erreichen, traf ich (vgl. Taf. X) in etwa 4000 m Höhe auf dem Paramo von Mucuchies; die kraftvolle Erscheinung dieser Pflanzenform lässt kaum vermuten, dass sie sich in einer Höhe findet, die der des Montblanc beinahe gleichkommt. Eine Abbildung dieser eigenartigen Gewächse, wie sie auf den Tafeln X und XI gegeben ist, wird um so weniger überflüssig erscheinen, als auch in den neuesten Werken noch unrichtige Angaben über dieselben sich befinden. So heisst es z. B. bei Drude (Handbuch der Pflanzengeographie 1890 pag. 521) vom Frailejon: „Sein Gewebe ist so harzreich, dass es selbst in der Nässe Feuer fängt, sein Aussehen gleicht einer Zwergpalme mit grau filzigen Blättern“. Beides ist unrichtig. Allerdings ist das Gewebe der Espeletien reich an einem übelriechenden Harz, aber nie ist es mir gelungen, eine lebende Espeletienpflanze anzuzünden; wohl aber kann man zum Feueranzünden die Harzmassen benutzen, welche wie mir Herr Bourgoin in Merida mitteilte, durch den Stich eines Insekts

*) Ich traf bei dieser Art Stämme bis zu einer Höhe von 80 cm. Dieselben sind unten von den alten Blättern, die eine dunkle Farbe angenommen haben, bedeckt, nur bei ganz alten Pflanzen fällt diese aus abgestorbenen Blättern bestehende Hülle des Stammes ab. Den kräftigsten Eindruck machen bei dieser Art übrigens solche Pflanzen, deren Blattrosette dem Boden noch aufsitzt.

zum Ausfliessen gebracht werden*). Ferner ist der Habitus nicht im mindesten ein palmenähnlicher, schon die Blattform ist eine ganz andere; will man einen Vergleich haben, so könnte man dazu eher die Dasylirien heranziehen. Auf die charakteristische Behaarung der Frailejonarten kommen wir unten noch zurück, hier sei nur hervorgehoben, dass die meisten derselben ein weisses oder silberweiss glänzendes, andere ein rötliches Haarkleid besitzen. Dass die Verteilung der Espeletien keine gleichmässige ist, braucht kaum hervorgehoben zu werden, zuweilen stehen sie so dicht, dass man kaum zwischen ihnen durchkommen kann, auf anderen Paramos sind weite Strecken fast ganz öde, so z. B. auf dem Paramo Santo Domingo, wo ein in dichten Polstern wachsendes Gras mit stechenden Blättern, Aciachne pulvinata, vielfach den Hauptbestandteil der Vegetation ausmacht. Ganz anders stellt sich z. B. der Paramo von Mucuchies auf der dem Rio Motatan zugekehrten Seite dar, wenn man ihn, wie es mir beschieden war, in der günstigen Jahreszeit durchwandert. Hier findet sich eine Fülle und ein Glanz von Blüten, der denjenigen der Alpenmatten übertrifft. Abgesehen von den zahlreichen leuchtend gelben Blüten der Espeletien finden sich noch bei 3400 m Höhe mannshohe Büsche einer kleinblättrigen, dicht mit violetten Blüten übersäeten Melastomacee (Osbeckia microphylla?), hohe blaue Lupinen, eine feurig rote Passifloree (Tacsonia), kleine im Habitus an Coniferen erinnernde Hypericumsträucher mit grossen gelben Blüten ganz überladen, der prachtvoll violett blühende Senecio formosus mit zahlreichen anderen Compositen von verschiedenen Blütenfarben, rötlichgelbe Echeverien u. a.

Steigt man höher hinauf, so verschwinden allerdings die meisten dieser Pflanzen und die Espeletien bilden wie oben erwähnt den bei weitem überwiegenden Bestandteil der Vegetation, ausser ihnen finden sich namentlich noch niedrige Alpenkräuter, teils dem Boden aufliegende, teils solche mit Blattrosetten und knolligen Wurzeln, eine Wuchsform, die unten noch näher zu schildern sein wird, und die bei Pflanzen aus den verschiedensten Familien vorkommt.

Zunächst seien hier noch die Lebensbedingungen, unter denen die Paramopflanzen stehen, kurz geschildert, soweit dies derzeit möglich ist.—

*) Ein anderer Gebrauch, der angeblich vom Frailejon gemacht wird, soll der sein, dass die Asche zum Waschen benutzt wird. So weit meine Beobachtungen reichen, waschen sich die Bewohner der den Paramos benachbarten Thäler überhaupt nicht, oder doch nur zu bestimmten, weit auseinanderliegenden Jahreszeiten.

Was sich dem Reisenden am unangenehmsten bemerkbar macht, sind die kalten, oft stürmischen Winde und der rasche Temperaturwechsel (von 18° im Sonnenschein in kurzer Zeit auf wenig über 0°), was beides sich in der dünnen Luft dieser Höhen ganz besonders fühlbar macht, so dass das Paramoklima viel kälter erscheint, als es wirklich ist. Auf Sonnenschein kann plötzlich Hagelwetter folgen, und der Paramo überzieht sich mit so dichtem Nebel, dass vom Wege nichts mehr zu sehen ist. Morgens fällt viel Tau, und dieser trägt neben dem häufigen Regen und den durch alle möglichen Zwischenformen in Regen übergehenden Nebeln dazu bei, den Boden nass und feucht zu erhalten, so dass nicht zu verwundern ist, wenn vielfach auch Lagunen und Moore sich finden. So fand ich im allgemeinen das Bild zutreffend, welches ein neuerer Reisender von den Paramos entwirft*): „Weite Wiesenflächen**), Hochmoore***), dazwischen kleine Lagunen, Frailejon, die Charakterpflanze der Paramos, zahlreiche Blumen und frischer Tau auf den Blättern der Pflanzen, öde, graue starre†) Felsmassen zu beiden Seiten der Wiesengründe, Nebel dazwischen in unablässigem Kampf mit der Sonne; hie und da ein feiner Staubregen und in der kälteren Jahreszeit ein Schneefall, dazu wütender, stürmischer, kalter, schneidender Wind, welcher das Mark in den Knochen ertötet: Das sind die Merkmale des Paramocharakters“ — wie man sieht, in modernisierter Form eine Schilderung, welche mit derjenigen Humboldts sich nahe berührt, sie aber nicht übertrifft. Genauere metereologische Angaben liegen über die Paramos nicht vor, und sind wohl auch kaum so bald zu erwarten; die beiden wichtigsten Punkte, auf die es hier ankommt, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse, lassen sich daher nur in allgemeinen Umrissen angeben. Was zunächst die letzteren betrifft, so geht aus den obigen Angaben schon hervor, dass von einem Wassermangel in den venezolanischen Paramos nicht die Rede sein kann. Entspringen doch hier die zahlreichen Flüsse, an deren Speisung das Schmelzwasser des ewigen Schnees, der doch nur an wenigen Punkten der venezolanischen Kordillere sich findet, viel weniger Anteil hat, als die

*) Sievers, a. a. O. pag. 131.

**) Aber im allgemeinen keineswegs mit so dichter Grasnarbe wie unsere Wiesen. G.

***) D. h. hochgelegene Moore, wirkliche Hochmoore habe ich in der Kordillere nicht gesehen. G.

†) sic! G.

Niederschläge, die auf den Paramos in Form von Regen, vorübergehendem Schnee etc. sich bilden. Auch wenn weiter unten Trockenzeit herrscht, werden im Hochgebirge häufig Niederschläge eintreten, und es scheint mir nicht wahrscheinlich, dass auf den Paramos je eine scharf ausgesprochene Trockenzeit eintritt. Wenn auf den als Weiden benutzten Teilen der Paramos im Februar das trockene Gras angezündet wird, so wird man das als einen Beweis für eine durchgreifende Trockenzeit nicht ansehen dürfen. Auch bei uns vertrocknen die Blätter der Gräser im Winter, wohl nicht weil sie durch die Kälte getötet werden, sondern hauptsächlich weil trotz der im Grunde reichlich vorhandenen Nässe die Wurzeln aus dem abgekühlten Boden nicht genug Wasser aufnehmen können, um den namentlich durch die starken Winde sehr gesteigerten Transpirationsverlust zu decken; es beweist also der Umstand, dass die Grasblätter angezündet werden können (wie dies ja auch bei uns geschieht) noch nichts über den Feuchtigkeitsgehalt des Bodens. Allerdings wäre eine Aufklärung über diesen Punkt sehr wünschenswert, möglich, dass während eines kurzen Teiles des Jahres die Niederschläge spärlicher werden und die Paramowinde besonders austrocknend wirken, ähnlich wie auf den Falklandsinseln. Jedenfalls aber stehen die im allgemeinen feuchten, vielfach nassen venezolanischen Paramos im Gegensatz gegen die sehr trockenen „Punas“ Perus. Diese haben mit den Paramos manche Ähnlichkeit. Es sind nach Tschudi*) menschenleere Hochebenen, welche die höheren Gebirgsregionen von Peru, Bolivia etc. bilden. „Das Klima dieser Region ist ebenso unfreundlich, wie das der hohen Gebirgskämme. Kalte West- und Südwestwinde streichen fast das ganze Jahr von der beeisten Kordillere über die Fläche und bringen mit der Regelmässigkeit wie dort, während vier Monaten täglich heftige Gewitterstürme, von Schneegestöber begleitet. Der Mittelstand des Thermometers ist annäherungsweise während der kalten Jahreszeit, dem sogenannten Sommer (weil es selten schneit) des Nachts — 5° R, des Mittags + 9,7 R, im Winter sinkt die Quecksilbersäule des Nachts selten unter den Gefrierpunkt, und hält sich zwischen + 1 und 0° R, steigt aber am Mittag nur auf 7° R. Es ist übrigens fast unmöglich, die mittlere Temperatur dieser Gegenden anzugeben, da sich oft in wenigen Stunden ein Wärmeunterschied von 18 bis 20° R zeigt**), der für den Wanderer auf diesen Höhen um so em-

*) Tschudi, Peru. II. pag. 79.

**) Also wie auf den Paramos! G.

pfindlicher ist, da das Sinken der Temperatur gewöhnlich von scharfen, schneidenden Winden begleitet ist.“ — Besonders wird als auffallende Wirkung dieser Punawinde das ausserordentlich schnelle Austrocknen tierischer Organismen hervorgehoben, wodurch das Verwesen derselben verhindert wird. Es ist klar, dass hier nur Pflanzen gedeihen können, welche gegen Transpiration geschützt sind. Die Pflanzenwelt ist hier aber viel einförmiger als auf den Paramos. „Die ganze Oberfläche ist mit magern, braungelben Gräsern bedeckt, die ihr ein herbstliches, fast winterliches Aussehen verleihen, das nie durch erfrischendes Grün belebt wird. Dürre Syngenesisten, die sich kümmerlich auf diesen Höhen nähren und gelbliche Echinokakten vermögen nicht eine freundliche Abwechslung in die öde Landschaft zu bringen, und selbst die grossblumigen Calceolarien, die blauen Gentianen, die wohlriechenden Verbenen, die zwergartigen Cruciferen und noch manche andere Alpenpflanzen, sonst Zierden der hohen Bergregionen, werden hier von den strohartigen Gräsern fast erdrückt. Nur hin und wieder begegnet man einzeln stehenden verkrüppelten Bäumen der Queña (Polylepis racemosa R. P.) oder grossen Strecken, die mit dem rotbraunen Strauch der Rataña (Krameria triandra R. P.) bedeckt sind.“ — Gewitter, eiskalte Winde, Nebel, Sümpfe charakterisieren auch diese Hochsteppen; das Gras, welches für sie charakteristisch ist, ist wohl hauptsächlich die Stipa Ichu, von welcher derselbe Autor an einer anderen Stelle sagt*):

„Diese Grasbüschel bilden den eigentümlichen Vegetationscharakter des peru-bolivianischen Plateaus. Sie kommen unter 11—12000 Fuss üb. M. nur selten vor, messen 12—18 Zoll im Durchmesser, sind meistens kreisrund, selten länglich, steif, dürr, bürstenförmig und fast immer in der Richtung des herrschenden Windes versandet, so dass nur ein Segment des Kreises vegetiert, und da auch dieses den grössten Teil des Jahres gelbgrau oder schwärzlich wie angebrannt aussieht, so vermögen sie nicht, in dem monotonen Wüstensande eine wohlthuende Abwechselung hervorzubringen.“

Mit den Punas verglichen, sind also die Paramos feuchter und wärmer. Nach Humboldts bekannten Angaben, welche eine allgemeine Gültigkeit freilich nicht beanspruchen können, beträgt das Temperaturmaximum in Höhen von 3000—4000 m 20°, das Mini-

*) Tschudi, Reisen durch Südamerika. V. pag. 53.

mum + 0,0, die mittlere Temperatur + 9°;*) zwischen 4000 und 5000 m 18,7°, — 7,5°, + 3,7. Es sind also hier keine so niederen Temperaturgrade, wie sie die alpine Vegetation zu überstehen hat. Auf die Feuchtigkeitsverhältnisse wurde oben schon hingewiesen, vor allem die reichliche Nebelbildung. Diese grössere Feuchtigkeit ermöglicht ohne Zweifel die grössere Üppigkeit der Vegetation auf den Paramos gegenüber den Punas. Um so auffallender ist es, dass auch die Vegetation der ersteren in der Hauptsache einen deutlich „xerophilen" Charakter trägt. Es kommt eben nicht nur auf die Menge des zu Gebote stehenden Wassers, sondern auch auf andere Bedingungen an. Schon vor längerer Zeit hat Sachs gezeigt, dass die Wasseraufnahme aus dem Boden geknüpft ist an das Vorhandensein einer bestimmten Temperatur. Pflanzen können auch in einem wasserreichen Boden welken, wenn die Wasseraufnahme der Wurzeln durch die Temperaturerniedrigung des Bodens geringer ist, als der Transpirationsverlust. Nun ist in den Paramos die Abkühlung des Bodens eine bedeutende, und der Temperaturwechsel ein rascher, die Erwärmung durch die Sonne aber eine nur kurz dauernde und an den nassen Stellen wenig ausgiebige. Schon gegen 11 Uhr pflegen sich die Paramos mit Wolken und Nebel zu überziehen, und auch vor dieser Tageszeit ist oft genug der Sonnenschein durch Nebel abgehalten. Die Wurzeln werden sich demnach in einem fast immer stark abgekühlten Boden befinden, und die Wasseraufnahme wird eine verhältnismässig geringe sein. Andererseits wird die Transpiration gesteigert durch die heftigen Winde und die verdünnte Luft. Diese Faktoren wirken zusammen zur Erklärung der eigentümlichen Thatsache, dass wir eine „xerophile" Vegetation antreffen an Standorten,

*) In der Höhe von 3400 m, in welcher die auf Taf. XI wiedergegebene Photographie aufgenommen wurde, betrug morgens gegen 9 Uhr die Temperatur 8° C, die Temperatur an der Bodenoberfläche betrug in 3600 m Höhe nach mehrstündigem Sonnenschein ½10 Uhr morgens 5°. Sievers (Die Kordillere von Merida, pag. 177) giebt von Los Apartaderos (3270 m) an:

11. Juli 12 m + 12,5°
„ 4 p + 11,5°
„ 7 p + 11°
12. Juli 6 a + 10°,

und schätzt die Mitteltemperatur dieser Örtlichkeit zu 10—11°. Unterhalb des Gipfels La Coluna an der Sierra nevada zeigte das Thermometer am 6. Juli 9 a + 5°, im Schneesturm unmittelbar darauf + 0,5°. Es ist wahrscheinlich, dass an der Schneegrenze noch eine Mitteltemperatur von + 2° — + 3° herrscht.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY

die oft eher als nass denn als trocken zu bezeichnen sind. So fand ich die dickwolligen Espeletien und Culcitien nicht selten mitten im Sumpf*), während eine anatomische Untersuchung nach Herbarexemplaren auf einen äusserst trockenen Standort hätte schliessen lassen, allerdings aber befähigt sie ihr eigentümlicher, unten zu schildernder Blattbau, auch auf Felsen fast ohne Spur von Erde zu wachsen. Dasselbe gilt für die kleinblättrigen, unten zu erwähnenden Hypericum-Arten. Ein anderes auffallendes Beispiel bietet eine am Roraima wachsende kleinblätterige Myrte, Myrtus stenophylla. Kleinblättrigkeit wird mit Recht als eine der Einrichtungen betrachtet, welche die Transpiration verringern. Diese Pflanze lebt aber keineswegs an einem trockenen Standort, sondern benetzt von einem Wasserfall**). Das Wasser desselben aber ist eiskalt, und somit haben wir auch hier wieder die Thatsache, dass Wasser zwar reichlich zur Verfügung steht, dass aber äussere Bedingungen eine ausgiebige Wasseraufnahme erschweren.

Ganz ähnlich verhalten sich viele Salzpflanzen. Schon im ersten Teile dieser Schilderungen wurde darauf hingewiesen, dass Salzpflanzen vielfach an feuchten Standorten, ja sogar im Wasser vorkommen, trotzdem zeigen sie Einrichtungen, welche die Transpiration heruntersetzen. Es braucht nur an die jedem bekannte Salicornia herbacea erinnert zu werden, bei welcher die Blätter verkümmert sind, und die fleischigen Sprossachsen die Assimilation besorgen. Ich traf Salicornia herbacea in Norwegen an seichten Stellen der See mit Fucus zusammenwachsend, also im Wasser[2]). Hier handelt es sich offenbar darum, dass einerseits die Wasseraufnahme erschwert ist, weil das Wasser aus einer Salzlösung aufgenommen werden muss, andererseits wird durch die Transpirationsverminderung eine allzustarke Salzanhäufung in den Assimilationsgeweben verhindert. Dem entspricht die Reduktion der transpirierenden Oberfläche, die sich in ganz ähnlicher Weise auch bei der Polygonee Calligonum findet, welche im Habitus Salicornia gleicht.

Auch aus der südamerikanischen Salzflora mögen hier zwei Beispiele angeführt werden, die schon deshalb von Interesse sind, weil sie Einrichtungen zeigen, die in ganz ähnlicher Weise auch bei Paramopflanzen vorkommen; die gewöhnliche Erscheinung des „Fleischig"-

*) Und zwar auch an Stellen, wo an ein periodisches Austrocknen nicht zu denken war.

**) Vgl. Im Thurn, the botany of the Roraima expedition of 1884. Transactions of the Linnean society. Vol. II, part 13, pag. 267.

werdens der Salzpflanzen lassen wir dabei ausser acht, da Sukkulenten in den Paramos sich nicht finden, abgesehen von der nicht sehr weit in die Paramos heraufgehenden Echeveria (in den Punas finden sich, wie unten zu erwähnen sein wird, auch Kakteen.)

Niederleinia juniperoïdes ist eine schon früher (I, S. 19) erwähnte Salzpflanze, welche an Salzlagunen — also an feuchten resp. nassen Standorten Argentiniens wächst (in litoribus stagnorum salsorum „Naraco" Patagonia etc.*). Sie gehört zu den Frankeniaceen und besitzt, wie der Speziesnamen besagt, nadelähnliche, denen von Juniperus gleichende Blätter. Spricht sich darin schon eine Einrichtung zur Transpirationsverminderung aus, so ist dies in noch höherem Grade in dem Bau des Blattes ausgeprägt, (vgl. den Querschnitt Taf. XII. Fig. 6). Nicht nur ist die Aussenwand der Epidermiszellen sehr dick und mit dicker (in der Figur dunkler gehaltener) Cutikula versehen, sondern das ganze Blatt ist auch so eingekrümmt, dass auf der Unterseite zwei Furchen entstehen, welche durch eine mittlere Erhebung von einander getrennt sind, in der oberen Hälfte des Blattes verschwindet die letztere und die Furchen vereinigen sich zu einer einzigen. Die Furchen sind mit Haaren ausgekleidet und hier sind die Epidermiszellen dünnwandiger, auch die Spaltöffnungen finden sich hier, es bedarf kaum der Hervorhebung, dass die Transpiration in diesem „luftstillen" von Haaren erfüllten Raum nur eine wenig ausgiebige sein kann. Auf der Oberseite des Blattes finden sich keine Spaltöffnungen, wohl aber Drüsen, welche eine Substanz ausscheiden, die nicht näher untersucht werden konnte, nach Hieronymus soll es wesentlich kohlensaurer Kalk sein, möglicherweise liegt aber auch eine Salzausscheidung vor, wie sie bei anderen Salzpflanzen bekannt und irrigerweise als Anpassung für Wasseraufnahme gedeutet worden ist.

Noch eigentümlicher ist eine Verbenee, welche ich ebenfalls Hieronymus verdanke, die Acantholippia riojana Hier. Das Blatt liegt hier mit seiner Innen- (Ober-) seite dem Stamme dicht an (Taf. XI, Fig. 4), und der enge Zwischenraum zwischen dem Blatte und dem Stamme ist mit Haaren ausgekleidet, so dass hier weder von Lichtzutritt noch von Wasserverdunstung in erheblichem Masse die Rede sein kann. Demgemäss ist denn auch wie in anderen derartigen Fällen die Unterseite (Aussenseite) als assimilierende Fläche entwickelt. Die Stammblätter (Taf. XII, Fig. 4 b_1, b_2, b_3) sind

*) Vgl. Hieronymus, a. a. O.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

der Oberfläche des Stammes entsprechend abgeflacht, die Astblätter mehr konvex gewölbt. Deutlich tritt an den Blättern die Spitze hervor, der übrige Teil gleicht, wie die Figur 1 auf Tafel XII zeigen wird, mehr der Abbildung eines Gehirns mit seinen Windungen, als der Flächenansicht eines Blattes, denn auch hier verlaufen tiefe, teilweise gewundene Furchen auf der Blattober- (oder vielmehr Unter-) fläche. Wie der Querschnitt Fig. 3 auf Taf. XII zeigt, sind die Furchen mit Haaren ausgekleidet. Auch hier liegen in ihnen die Spaltöffnungen. So ist hier also ebenso wie bei Niederleinia die Wasserverdunstung beträchtlich herabgesetzt durch die Verlegung der Spaltöffnungen in mit Haaren ausgekleidete Gruben, ausserdem ist die Epidermis mit einem ziemlich dicken Wachsüberzuge versehen, der dem ganzen Blatte ein weisslich-graues Aussehen giebt. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese merkwürdige Blattform durch Oberflächenverringerung aus einer anderen hervorging, und zwar wahrscheinlich aus einem gegliederten Blatt. In der That bildet eine andere Art derselben Gattung, Acantholippia salsoloïdes, einen Übergang zu dem gewöhnlichen Verhalten. Diese Salzpflanze, welche als kleinblättriger, sparriger Strauch mit verdornenden Zweigen auftritt, besitzt Blätter, die nach unten konkav eingekrümmt sind (vgl. den Querschnitt Taf. XII, Fig. 5), also ebenfalls den Anfang einer Oberflächenverringerung aufweisen, allein noch deutlich durch Einkerbungen am Rande zeigen, dass sie aus einem gewöhnlichen flachen fünfteiligen Blatte hervorgegangen sind. Acantholippia riojana aber, zeigt mit seiner gewulsteten eigentümlich gewundenen Blattfläche einen weiteren Fortschritt auf der Bahn der Oberflächenverringerung. Eine solche findet statt auch bei den Parasiten. Wir kennen den physiologischen Grund davon nicht, wir wissen nur, dass die Blätter echter Parasiten als Assimilationsorgane funktionslos geworden, und in Beziehung damit (und zwar wahrscheinlich eben deshalb) verkümmert sind. So finden wir sie, wenn sie überhaupt noch vorhanden sind, in Gestalt kleiner Schuppen. Dem entspricht nun auch meiner Ansicht nach ein seither rätselhaft gebliebener Fall, der der Schuppenblätter von Lathraea. Bekanntlich besitzen dieselben eine höchst sonderbare Gestalt. Äusserlich betrachtet stellen sie zwar scheinbar einfache fleischige Schuppen dar, in Wirklichkeit ist der Rand der Schuppe gar nicht der Blattrand, und ihre Spitze gar nicht die wirkliche Blattspitze, sondern das Blatt (vgl. Fig. 1) ist nach unten zurückgeschlagen, so dass die

Blattspitze gar nicht hervortritt, und die Aussenfläche des Blattes, welche scheinbar eine Ober- und eine Unterseite darbietet, in Wirklichkeit ganz von der Oberseite gebildet wird, die Unterseite tritt gar nicht hervor, sie begrenzt eine Grube, in welche eine Anzahl von das fleischige Blattgewebe durchsetzenden Gruben — Vertiefungen auf der Blattunterseite — einmünden. Die ersten Blätter der Keimpflanzen (vgl. Fig. 2) sind noch einfache Schuppen. Die folgenden haben schon eine grosse Höhlung, die dann bei Erstarkung der Blätter die oben kurz geschilderte verwickeltere Form annimmt. Es scheint mir hier wie bei Acantholippia der Fall vorzuliegen, dass eine Oberflächenverringerung „angestrebt" wird — bei Lathraea natürlich nicht in direkter Beziehung zur Wasserverdunstung. — Dies kann geschehen entweder durch Reduktion der Blattfläche überhaupt — so bei vielen Parasiten mit Schuppenblättern — oder durch Zusammenfalten derselben; letzteres ist bei den genannten Gewächsen der Fall. Über den etwaigen „Nutzen"*) dieses

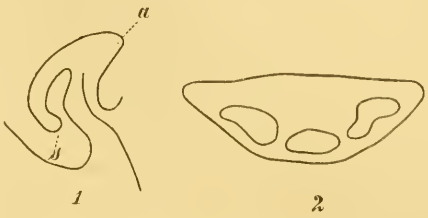


Fig. 1. *1* Längsschnitt durch ein Primärblatt von Lathraea squamaria mit einfacher Höhle, *a* scheinbare, *s* wirkliche Spitze des Schuppenblattes. *2* Querschnitt durch ein älteres Schuppenblatt. Drei Vertiefungen sind getroffen.

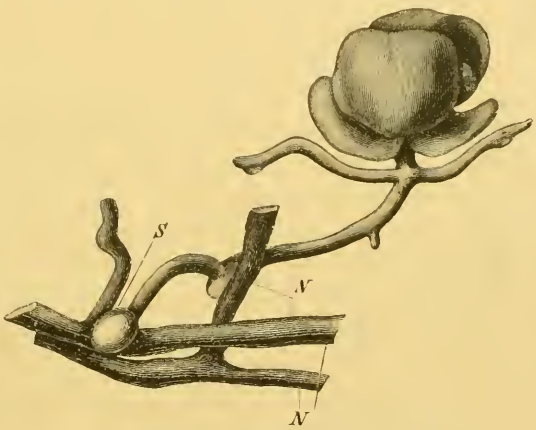


Fig. 2. Keimpflanze von Lathraea squamaria mehrmals vergr. Die Keimpflanze besitzt nur wenige schuppenförmige Blätter, welche in gekreuzten Paaren stehen. Die Wurzel der Keimpflanze hat sich an zwei Stellen an die Wurzeln der Nährpflanze *N* (Juglans cinerea) durch Haustorien befestigt. Die ersten Blätter sind einfache Schuppen, bei den späteren treten die im Text beschriebenen Hohlräume auf.

*) Erwähnt sei nur, dass bei den unterirdischen Rhizomen dieser Pflanzen die dickfleischigen Schuppen durch ihre Oberflächenverringerung das Vordringen

Verfahrens bei Lathraea zu diskutieren ist hier nicht der Ort, es genüge, darauf hingewiesen zu haben, dass die morphologischen Vorgänge, so verschieden sie auch scheinbar sind, dieselben sind, wie bei anderen Parasiten und den genannten Salzpflanzen.

Noch ein drittes Beispiel sei hier angeführt. Viele Paramopflanzen sind, wie unten näher auszuführen sein wird, ausgezeichnet durch ein dichtes weisses Haarkleid. Dasselbe finden wir bei einer Composite, welche als Strandpflanze in den südlichsten Teilen des südamerikanischen Kontinents einen charakteristischen Bestandteil der Vegetation bildet, dem Senecio candicans. Senecio candicans*) ist z. B. auf den Falklandsinseln die einzige Pflanze, welche sich dem strauchigen Habitus nähert („the nearest approach to a shrub"), er kommt vor hauptsächlich am sandigen Seeufer, wo er durch seine schneeweisse Behaarung und seine grossen gelben Blüten auffällt. Auch Culcitium magellanicum, welches an der Magellansstrasse wächst und als „totum sericeo-tomentosum" beschrieben wird, erinnert sehr an die stark behaarten Culcitium-Arten, welche einen charakteristischen Bestandteil der Paramovegetation bilden.

Überhaupt hat die Flora an der Südspitze von Südamerika viele Ähnlichkeit mit der der Paramos; was nicht zu verwundern ist, da die klimatischen Verhältnisse ganz ähnliche sind. Auf den Falklandsinseln z. B. herrscht ein wenig erfreuliches Klima. Die Temperatur sinkt zwar auch im Winter selten unter den Gefrierpunkt, steigt aber im Sommer auch selten über 18,5° C, Nebel und Regen sind so häufig, dass Getreide meist nicht reift, man zählt etwa 250 Tage, an denen der Regen herunterrieselt, dabei herrschen Winde, wie auf den Paramos. Namentlich sind nach Hookers Schilderung die Süd- und Westwinde heftig und kalt und oft von Schneestürmen begleitet, vor allem aber sind wie auf den Paramos rasche Temperaturwechsel häufig. Trotz des vielen Regens hat die Vegetation auch hier einen ausgesprochen xerophilen Charakter, wie an einzelnen Beispielen unten noch näher ausgeführt werden soll, ein Charakter, der durch die im Sommer z. B. auf den Falklandsinseln bemerkte Trockenheit

---

im Boden erleichtern, und dass sie andererseits als Reservestoffbehälter für Stärke etc. dienen. Die neuerdings in kritiklosester Weise aufgestellte Behauptung, Lathraea zähle zu den Insektivoren, bedarf keiner Berücksichtigung.

*) Bezüglich ihres Vorkommens in Puntas Arenas vgl. z. B. Ball, notes of naturalist, pag. 47 („along the sandy shores the most conspicuous plant with large white cottony leaves is a species of Senecio, S. candicans).

wohl nicht allein erklärt werden kann. Hier wie auf den Paramos wird das Fehlen der Bäume hauptsächlich den kalten Winden zuzuschreiben sein, und der xerophile Charakter der Vegetation in erster Linie nicht zu der Intensität der Wasserverdunstung während eines kleinen Teiles des Jahres, sondern zu der Schwierigkeit der Wasseraufnahme in Beziehung stehen. Wenn wir hören, dass ein mit gelblichen Seidenhaaren dicht bekleideter Ranunculus (R. seriocephalus) an feuchten Standorten wächst („on moist banks"), so wird die Übereinstimmung mit den oft im Sumpf wachsenden dichtwolligen Espeletien und Culcitien der Paramos ohne weiteres einleuchten.

Wenn im Folgenden versucht wird, eine Schilderung der wichtigsten biologischen Eigentümlichkeiten der Paramovegetation zu geben, so sollen dabei nur die auffallendsten Verhältnisse hervorgehoben und vor allem an Compositen geschildert werden, bilden doch die Angehörigen dieser Familie nicht nur den auffallendsten, sondern auch den grössten Teil der Paramovegetation.

Die Einrichtungen, welche bei Compositen eine Transpirationsverminderung herbeiführen, sind namentlich folgende:

1. Dichte Bekleidung mit Wollhaaren,
2. Ausbildung „lederiger" Blätter,
3. Einrollung des Blattes,
4. Verringerung der Blattgrösse,
5. Dichtgedrängter Wuchs kurzbleibender Sprosse (Polsterbildung),
6. Ein über den Boden tretender Stamm tritt nicht mehr auf, sondern bodenständige Blattrosetten mit unterirdischen Reservestoffspeichern.

Diese verschiedenen Einrichtungen sind nicht scharf von einander getrennt, ein und dieselbe Pflanze kann vielmehr zwei oder mehr dieser Einrichtungen vereinigt zeigen, ebenso kommen dieselben auch bei Pflanzen anderer Familien vor, welche zum Vergleiche herangezogen werden sollen, so dass eine strenge Einteilung nach den oben angeführten Gesichtspunkten sich kaum durchführen lässt. Begonnen sei mit den durch ihr Haarkleid ausgezeichneten Formen.

Am auffallendsten ist die Behaarung, wie oben schon hervorgehoben, bei den Espeletien und den Culcitien. Die Blätter dieser Pflanzen werden — als schlechte Wärmeleiter — auch zum Zudecken gegen die erstarrende Kälte der Paramos benutzt. Wie dicht das Haarkleid der Espeletien ist, und wie sehr es an Dicke die Blatt-

fläche übertrifft, davon mag Fig. 3 eine Vorstellung geben, welche bezüglich der Dichte bei einem Schnitte natürlich keine der Wirklichkeit entsprechende sein kann. In dem dichten Haarkleide bemerkt man nun schon mit blossem Auge eine Art Schichtung, es treten 3—4 der Blattfläche parallele Zonen hervor. Diese Schichtung ist bedingt durch den eigentümlichen Verlauf der Haare. Diese sind einfache, unverzweigte Zellreihen, deren Wand namentlich in der mittleren Partie des Haares stark — oft fast bis zum Verschwinden des Lumens — verdickt ist. Diese Haare nun verlaufen nicht gerade, sondern eigentümlich gebogen. Sie stehen zunächst rechtwinklig zur Blattfläche, beschreiben dann aber eine sehr flache Schraubenwindung, steigen wieder steiler an, worauf eine zweite flache Windung folgt etc. Dadurch, dass bei allen Haaren die flachen Schraubenwindungen annähernd in einer Ebene liegen, kommt die oben erwähnte „Schichtung“ zu stande.

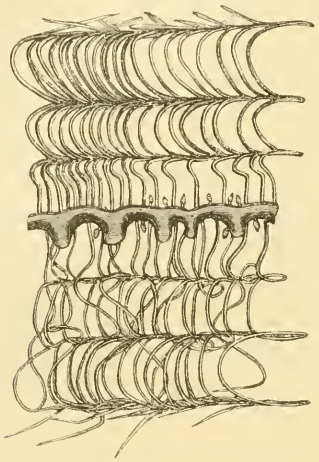


Fig. 3. Querschnitt durch ein Espeletiablatt, 8 mal vergr. Die Haare sind etwas schematisch gehalten, das assimilierende Parenchym der Blattunterfläche ist dunkler schraffiert.

Es ist klar, dass an den betreffenden Stellen das Haarkleid dichter ist, als an anderen, und dass dadurch ruhende Luftschichten im Haarkleid festgehalten werden, die nur langsam den Aussenverhältnissen entsprechend, sich verändern werden. Die Bedeutung dieser Einrichtung für die Transpirationsverminderung, den Schutz gegen raschen Temperaturwechsel, austrocknende Wirkung der Winde, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden. Ausserdem ist das Haarkleid auch schwer benetzbar, ein Blatt, das ich über eine Viertelstunde in einen rasch fliessenden Bach gelegt hatte, hatte die Luftschicht zwischen den Haaren festgehalten. Dieselbe war nicht von Wasser durchtränkt. Hagel und Schnee werden also, auch wenn sie auf dem Blatte liegen bleiben, mit der Blattfläche selbst nicht in direkte Berührung kommen. Das Haarkleid macht eine starke Verdickung der Epidermiszellwände überflüssig und so ist denn eine solche in der That auch nicht vorhanden.

Obwohl das Blatt, wie die Fig. 3 zeigt, verhältnismässig dünn ist, so bildet das assimilierende und transpirierende Parenchym doch nicht einen so bedeutenden Teil der Blattsubstanz wie bei gewöhnlichen Blättern einer Pflanze unserer Breite. Es findet sich ein wahrscheinlich als Wasserspeicher dienendes Hypoderm, welches in Fig. 3 weiss gelassen ist, während das chlorophyllhaltige Gewebe durch Schraffierung angedeutet ist. Besonders aber fällt auf einem Blattdurchschnitt auf, dass auf der Blattunterseite eine Anzahl von Leisten weit vorspringen, und sich ausserdem im Blattgewebe (z. B. nahe der Mitte des in Fig. 4 dargestellten Querschnittes) Höhlungen befinden, welche aber mit Epidermis (mit Haaren und Spaltöffnungen) ausgekleidet sind, und sich dadurch als Einstülpungen der Blattfläche

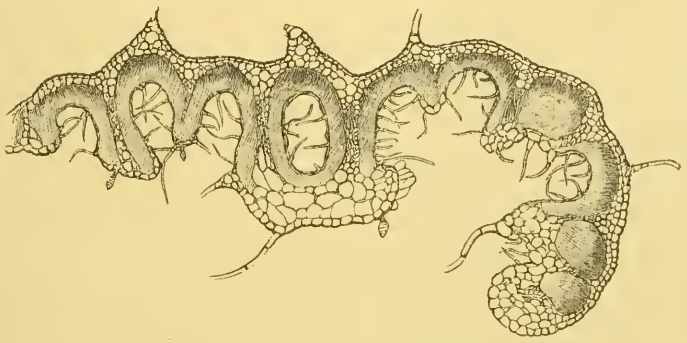


Fig. 4. Stück eines Querschnitts durch ein Espeletiablatt nahe dem Rande. Das Assimilationsparenchym ist schraffiert. Es kleidet Furchen der Blattunterseite aus, die teilweise als Höhlungen im Blattgewebe erscheinen.

zu erkennen geben. Das Blatt zeigt nämlich von der Unterseite betrachtet einen wabigen Bau, zahlreiche, von Haaren ausgekleidete Vertiefungen sind von einander durch Vorsprünge getrennt. Diese Vertiefungen verlaufen aber nicht alle rechtwinklig zur Blattfläche, sondern haben taschenförmige Ausbuchtungen, die auf Querschnitten dann als Höhlungen im Blattgewebe erscheinen. In den Erhöhungen, welche die einzelnen Vertiefungen von einander trennen, verlaufen die Gefässbündel, die aber im Verhältnis zur Blattgrösse wenig entwickelt sind, und nur einen kleinen Teil der vorspringenden Rippen einnehmen deren übriges, schwach collenchymatisch verdicktes Gewebe teils mechanisch, teils ebenfalls als Wasserspeicher dienen dürfte, wie das Hypoderm. Das chlorophyllhaltige Parenchym kleidet, wie ersichtlich,

die konkaven Vertiefungen der Blattunterseite aus. Es ist klar, dass auch diese Grubenbildung, zu der noch die Umbiegung des Randes kommt, ebenso wie das Haarkleid dazu beiträgt, luftstille Räume um das Blatt zu schaffen, zumal der Ausgang der Gruben durch Haare verstopft ist, die — was in der Figur nicht angedeutet ist — eigentümlich verknäuelt sind, so dass sie gewissermassen wie ein Pfropf die Mündung der Gruben verschliessen.

Dass die Espeletien sehr harzreich sind, wurde oben schon hervorgehoben, es mag dieser Harzreichtum sie vor dem Gefressenwerden durch Tiere schützen*).

Einen ganz ähnlichen Blattbau zeigten auch die anderen untersuchten Espeletien-Arten. Eine kleine Modifikation findet sich bei Esp. Funckii, welche ich auf dem Paramo Cristallina sammelte. Bei dieser Art sind die Blätter auf der Oberseite grün, in der Jugend allerdings auch die Blattoberseite silberig behaart, die Haare fallen hier aber bald ab, während sie auf der Unterseite erhalten bleiben. Als Ersatz für das Haarkleid sind die Aussenwände der Epidermiszellen der Blattoberseite sehr viel stärker verdickt, als die der Blattunterseite. Ganz dasselbe wiederholt sich auch bei anderen Compositen. Eine grosse Anzahl derselben zeigt auf den Paramos ein dichtes Haarkleid wie Espeletia, wenngleich weniger stark entwickelt. So namentlich Conyza obtusa, deren kleine Blätter dicht mit einem schneeweissen Filz bedeckt sind, Gnaphalium evacoïdes, Gnaphalium roseum, Werneria- und Culcitium-Arten, von denen letztere, wie oben erwähnt, sich im Habitus den Espeletien ganz besonders nähern. Dem Verhalten von Espeletia Funckii entspricht das von Culcitium adscendens, einem gelbblühenden Strauche der unter dem Namen „salvia del paramo“ als Arzneipflanze benutzt wird**). Auch hier nämlich schwindet das Haarkleid der Blattoberseite frühzeitig, und demgemäss verdickt sich die Aussenwand der Epidermiszellen und zwar hier sehr viel mehr als bei Espeletia Funckii, entsprechend der Thatsache, dass dies Culcitium (wenigstens soweit meine, auf der Kenntnis von nur

*) Mein Reitmaultier frass gelegentlich freilich auch Espeletiablätter, indes schien es an gänzlicher Geschmacklosigkeit zu leiden, und wurde, wie ich erst später fand, von dem Peon nur ganz ungenügend auf dem „potrero“ gefüttert, so dass diese Thatsache wohl nichts gegen die oben angenommene Wirkung des reichlich vorhandenen übelriechenden Harzes beweist, das bei jeder Verletzung austritt.

**) Sie wird Kindern mit Wein gegeben, damit sie sprechen lernen sollen!

7 Paramos beruhenden Erfahrungen reichen) auf höheren und rauheren Paramos wächst, als die genannte Espeletia-Art. Die Blätter von Culcitium adscendens sind am Rande umgerollt und unten weissfilzig, wie der Querschnitt, Fig. 14 auf Taf. XXIII zeigt, sind die Aussenwände der Epidermiszellen auf der haarlosen Oberseite sehr viel dicker als auf der durch den Haarfilz geschützten Blattunterseite. Das Pallisadenparenchym ist hier, wie bei vielen anderen Paramopflanzen, stark entwickelt.

Von anderen nicht den Compositen angehörigen Pflanzen, welche ebenfalls durch ihre Behaarung auffallen, seien hier genannt ein Plantago mit seideglänzenden Blättern, der im Habitus sehr nahe übereinstimmte mit einer anderen (vielleicht damit identischen Art), die ich auf den sehr trockenen Abhängen der Schotterterrassen viel tiefer als die Paramos antraf; ferner Lupinus eine Gattung, die in den höheren Teilen der Anden mit verschiedenen Arten vertreten ist. Geht man z. B. im Thale des Rio Mucujun, welches an seiner Einmündung in den Rio Chama etwa 1600 m, einige Stunden weiter oben 4400 m über der See liegt, und eine ausgedehnte Paramovegetation zeigt, nach oben, so sieht man, dass die Rasen der blaublühenden Lupinen niedriger werden, je weiter man nach oben kommt, und in den höheren Lagen tritt dann eine Lupine mit seideglänzenden, nach oben zusammengefalteten Blättern auf, während diese bei den weiter unten vorkommenden ausgebreitet und nur wenig behaart sind. Ganz ähnliches lässt sich bei den Farnen beobachten. Zu den merkwürdigsten Paramopflanzen gehören die Jamesonien. Vor allem Jamesonia nivea (Fig. 5), eine

Fig. 5. Junges Blatt (unterer Teil weggelassen) von Jamesonia nivea Karst., nach einer auf dem Paramo So. Domingo aufgenommenen Photographie gezeichnet.

der am höchsten gehenden Formen. Die aufrecht im Grase stehenden, mit einem dichten Seidenfilz besetzten Blätter dieser Pflanze weichen weit ab von dem Bilde, das man sich sonst von einem Farnblatte zu machen pflegt, sie sind den Unbilden des Paramowetters nicht minder gut angepasst, als die Espeletien, und beginnen erst in der ächten Paramoregion aufzutreten; dagegen findet sich die nur wenig (in den jüngeren Blattteilen) behaarte Jamesonia scalaris auch in tieferen Regionen. In dem oben erwähnten Mucujunthale fand ich die letztere bei 2800 m, die J. nivea erst bei 3300 m. Ähnlich ist es auch in der Sierra nevada, und mit J. nivea zusammen wachsen noch andere, robustere Formen mit rötlichem Haarkleide (J. cinnamomea u. a.). Karsten*) hat auch eine J. glutinosa beschrieben, bei der die Blätter oben kahl, aber dicht mit Drüsen bedeckt sind, welche ein klebriges Sekret absondern. Es ist wahrscheinlich, dass dies Sekret ähnlich wie bei anderen xerophilen Pflanzen der Andenflora dieselbe Funktion hat, die sonst dem Wollkleide zukommt. Hier soll indes von den verschiedenen**), auf den Paramos gesammelten Jamesonien nur Jamesonia nivea, als die am meisten charakteristische Form, etwas näher geschildert werden.

Aus dem dünnen kriechenden Rhizom erheben sich 20—30 cm lange aufrechte Blätter, deren oberer Teil dicht in weisse Haare gehüllt ist, während die älteren Teile unten kahl werden. Die Blätter sind einfach gefiedert und die einzelnen Fiederblättchen horizontal angeordnet, sie sind mit geringen Zwischenräumen übereinander geschichtet, wie die Münzen in einer Geldrolle. Da die Blätter nun ausserdem das dichte Haarkleid tragen, so leuchtet ohne weiteres ein, dass auch hier zahlreiche Systeme von luftstillen Räumen geschaffen sind. Dazu kommt weiter noch die Form der Blättchen. Taf. XIII, Fig. 5a zeigt eine Anzahl übereinander geschichteter Fiederblättchen nach Entfernung der Haare, Fig. 5b ein Paar von Fiederblättchen, von denen die Haare grösstenteils entfernt sind, von unten. Jedes Fiederblättchen hat seinen Rand stark nach unten eingekrümmt, und bildet so eine weitere luftstille Kammer; dass ein so organisiertes

*) Karsten, Florae Columbiae specimina selecta.

**) Hooker und Baker erkennen in der Synopsis filicum nur eine Art an. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschliessen, überhaupt beweisen die „Übergänge“ der Herbarexemplare noch nicht die Zusammengehörigkeit der betreffenden Formen.

Blatt nicht viel Wasserdampf abgeben und auch vor rascher Abkühlung geschützt sein wird, bedarf kaum einer Erwähnung.

Es mögen hier einige andere andine Farne noch kurz erwähnt werden. Zu den auffallendsten gehören einige Cheilanthes-Arten, namentlich Cheilanthes Matthewsii, von der ein Blattstück auf Taf. XIII, Fig. 4, vergrössert abgebildet ist. Dieser in Felsspalten und anderen trockenen Standorten der bolivianischen und peruanischen Anden wachsende Farn besitzt steiflederige Blätter, die doppelt gefiedert sind. Die Fiederblättchen gewinnen aber einen sehr eigentümlichen Habitus dadurch, dass jedes einzelne nicht nur seine Ränder, sondern auch seine Spitze stark nach unten eingekrümmt zeigt*), so dass die Oberflächenverringerung hier noch eine auffallendere ist, als bei Jamesonia. Auch andere andine Cheilanthes-Arten zeigen dieselbe Erscheinung, wenngleich nicht in so hohem Grade, so Cheilanthes andina, und andere. In die Paramos hinauf gehen auch einige Acrostichum-Arten, namentlich fällt auf durch seine eigentümliche Schuppenbedeckung das Acrost. lepidotum Willd. Ich traf dasselbe auf den Paramos von etwa 3000—4200 m Höhe nicht selten**), und dieser Farn zeigt seine Zugehörigkeit zur Espeletia-Formation durch seine dichte Behaarung. Nur sind die Haare hier in Form von der Blattfläche dicht anliegenden Schuppen ausgebildet, die Unterseite der Blätter ist mit einer dichten Hülle rötlich-brauner, dachziegelig sich deckender Schuppen besetzt, die Oberseite der lederigen Blätter trägt einen weniger dicken, aus weisslichen Schuppen gebildeten Überzug. In den unteren Paramogegenden waren diese Blätter flach ausgebreitet, in den oberen dagegen nach oben konkav eingekrümmt, und noch auffallender war dies bei einem anderen, tiefer vorkommenden und nicht so hoch gehenden Acrostichum, dessen Oberseite keine Schuppen trug, und dementsprechend bei den weiter oben wachsenden Exemplaren konkav eingekrümmt war. Beide Arten wachsen auf den Paramos an trockenen Standorten, an Felsen u. dgl. Es kann

*) In der einzigen mir bekannten Abbildung der von Kunze (in Schkuhr, Supplementum tab. XXV) ist dies Verhältnis merkwürdigerweise nicht zur Darstellung gelangt, Kunze zeichnet die Fiedern flach ausgebreitet, sei es weil er die Einkrümmung vielleicht nur für eine nachträglich beim Trocknen entstandene hielt, oder weil — was ich nach dem eben anzuführenden nicht für unmöglich halte — in der That an feuchteren Standorten Formen mit mehr ausgebreiteten Fiedern vorkommen, von denen eine Kunze vorgelegen haben mag.

**) Er kommt auch weiter unten an trockenen Felsen vor.

keinem Zweifel unterliegen, dass die Einkrümmung der Blätter in diesem Falle (andere Farne zeigten Analoges) eine Folge der direkten Einwirkung äusserer Faktoren war und auf einer Verkürzung der Oberseite infolge von Austrocknung beruht, sie ist aber von Interesse, weil sie bei anderen Pflanzen als konstanter, zu den äusseren Verhältnissen zwar in Beziehung stehender, aber, soweit wir wissen, von ihnen nicht direkt veranlasster Charakter auftritt. Es erinnert dies Verhalten, nebenbei bemerkt, an das einiger Lebermoose. Ein solches, eine Marchantiee, (bezüglich deren Bestimmung und sonstige Eigentümlichkeiten ich auf eine spätere Mitteilung verweise), fand ich an den stark ausgetrockneten lehmigen Wänden eines Hohlweges bei Bocono. Es sah wie verbrannt aus, dunkle zusammengerollte Streifen lagen dem Boden auf, sie waren — da von einer grünen Thallusfläche nichts mehr zu sehen war — scheinbar tot. Ein kurzer Regen veränderte das Bild vollständig, es erschien ein normal grüner, brandförmiger Thallus. Derselbe war infolge der Austrocknung nur so zusammengerollt gewesen, dass von der grünen Oberseite nichts mehr zu sehen war, und die mit dunklen Schuppen besetzte Unterseite, die bei der Einrollung allein sichtbar ist, giebt dem Lebermoos dann sein eigentümliches Aussehen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Eigentümlichkeit es besser befähigt, nicht allzulange dauernde Perioden der Austrocknung zu überstehen, als wenn der flachgrüne Thallus, auf der Oberseite mit Atemöffnungen versehen, dauernd seine ausgebreitete Lage beibehielte*).

Dass die geschilderten Paramofarne (trotzdem man auch Jamesonia an ganz feuchten Standorten zwischen Sphagnum wachsend antrifft**) zu den xerophilen gehören, geht aus den obigen Mitteilungen hervor, und würde sich auch aus einer Vergleichung mit anderen xerophilen Farnen ohne weiteres ergeben. Solche wachsen an den trockenen Thalabhängen, welche man beim Aufstieg zur Kordillere passiert, in grösserer Zahl. Genannt seien nur wenige, es sind hauptsächlich Cheilanthes- und Notochlaena-Arten, so hat z. B. Cheilanthes microphylla zahlreiche kleine, stark nach unten eingekrümmte Fieder-

*) Vgl. auch Mattirolo, Contribution à la biologie des Hépatiques, Archives italiennes de Biologie t. XI. fasc. III.

**) So sammelte z. B. Jameson nach einer Notiz im Herb. Kew eine „Jamesonia pulchra“ in den Anden von Quito in 13000′ Höhe „in palustribus alpinis praecipue inter Sphagnum“. Es ist eine kleinblättrige Form mit nach unten eingekrümmten Blättern.

blättchen, welche durch Haare und Paleae noch weiter geschützt sind, und ebenso trägt die schöne Notochlaena ferruginea auf ihrer Blattunterseite einen dichten Haarfilz, anderer Farne, deren Blätter (namentlich auf der Unterseite, wie dies bei unserem ebenfalls zu den xerophilen Farnen gehörigen Ceterach der Fall ist) mit Spreuschuppen versehen sind, oder Wachsausscheidungen zeigen, nicht zu gedenken.

Die Oberflächenverringerung der Blätter durch Einrollung ist nun überhaupt bei den Paramopflanzen weit verbreitet, einige wenige Beispiele mögen dafür angeführt sein, die namentlich darauf hinweisen sollen, in wie verschiedenen Familien derselbe Vorgang eintritt. Ein ganz ausgesprochenes „Rollblatt“ besitzt das oben erwähnte, in grossen Rasen vorkommende Gras, die Aciachne pulvinata. Die etwa 1 cm langen borstenförmigen Blätter besitzen eine stechende Spitze (ebenso auch die Spelze, welche die Frucht einhüllt, unterhalb derselben löst sich die Frucht leicht ab und kann so durch Tiere verbreitet werden, denen sie sich anhaftet). An der Basis der kurzen Lamina sind zwei Anschwellungen, die wohl als Schwellkörper dazu dienen, die Spreite vom Stämmchen abstehen zu lassen. Das Blatt (vgl. den Querschnitt Taf. XII, Fig. 8) ist so stark eingerollt, dass nur eine schmale Spalte die spaltöffnungstragende Blattoberseite mit der Atmosphäre in Verbindung setzt; die Epidermiszellen der Blattunterseite sind, ganz im Gegensatz zu denen der Oberseite, stark verdickt, fast bis zum Verschwinden des Lumens, und ihre Funktion wird verstärkt durch zwei bis drei Lagen, ebenfalls stark verdickter auf die Epidermis folgender Zellen, so dass das eingerollte Blatt von einem Sklerenchymmantel umgeben ist. Ähnlich verhält sich Berberis empetrifolia (Taf. XII, Fig. 11), eine Pflanze, die zwar nicht den Paramos Venezuelas angehört, sondern an der Südspitze von Amerika an dem Strande vorkommt, aber auch in die höheren Teile der südlichen Anden hinaufgeht. Sie zeigt ebenso wie Empetrum und viele Erica-Arten*) den Typus des Rollblattes schön entwickelt,

*) Z. B. Erica tetralix, tricolor, Aitoniana, nidularis. Der Grad der Einkrümmung ist nicht bei allen Blättern einer Pflanze derselbe, und auch bei verschiedenen Arten verschieden, nur schwach z. B. bei Erica melanthera (kultiviertes Exemplar). Zu vermuten ist, dass junge Exemplare von Berb. empetrifolia gewöhnliche flache Blätter haben. Dies entspricht ganz dem Verhalten der Jugendformen mancher Coniferen (vgl. Goebel, über die Jugendformen der Pflanzen, Flora 1889, pag. 1 ff.). Übrigens giebt es zwischen der Blattform, wie sie unsere

und die Aussenseite des Blattes (hier die Oberseite) ist geschützt nicht nur durch die nach aussen dickwandigen Epidermiszellen, sondern auch durch eine Lage dickwandigen Hypoderms. Die Unterseite trägt Haare, die namentlich an der Ausführungsspalte länger sind. Weniger stark ist die Einrollung bei Bartsia sp. (santolinaefolia?) (Taf. XII, Fig. 9) und Osbeckia microphylla (Taf. XII, Fig. 10). Erstere wächst besonders an feuchten Standorten; letztere hat auf der Blattunterseite ausserdem noch eine Behaarung, die dadurch zu einer wirksamen wird, dass von auf der Blattfläche rechtwinklig stehenden borstigen Haaren eine grosse Anzahl der Blattfläche parallel gerichteter Zweige ausgehen, welche so mehrere Schichten von Haaren, im kleinen dem oben beschriebenen Verhalten von Espeletia vergleichbar, hervorbringen.

Ausgesprochener ist die Rollblattbildung bei einer Composite, der Hinterhubera ericoïdes, die auf den Paramos häufig ist. (Taf. XII, Fig. 12.) Die Pflanze hat in der That ericoïden Habitus. Die kleinen nadelförmigen Blätter zeigen aber ausserdem den Blattrand stark nach unten eingerollt, hier befinden sich teils gewöhnliche, teils besonders zahlreiche Drüsenhaare, die auf der Oberseite viel spärlicher vertreten sind. Andere Compositen mit Rollblättern — in mehr oder minder hohem Grade ausgebildet — liessen sich hier anschliessen, Espeletia gehört dazu, ebenso Culcitium adscendens, Diplostephium cyparissias, Diplost. Meyenii, Diplost. rupestre, Mutisia rosea und andere Formen.

Eine dem Rollblatt entsprechende Blattbildung glaube ich in derjenigen sehen zu sollen, welche in merkwürdiger Gestaltung bei andinen und antarktischen Caltha-Arten auftritt. Leider konnte ich die auf den Hochplateaus an feuchten Orten, auch an kalten Bergbächen wachsende Caltha sagittata*) auf den venezuelanischen Paramos nicht auffinden, und die Pflanze somit nicht lebend beobachten. Fig. 6, 2

Berberis vulgaris zeigt, und der von Berb. empetrifolia Übergangsformen. Berberis-Arten mit steifledrigen Blättern sind in den höheren Teilen der Anden nicht selten. So z. B. Berberis tolimensis auf dem (relativ sehr niedergelegenen) Paramo von Tolima, bei B. rigidifolia (Paramo von Bogota [3000 m], sind die Einkerbungen am Blattrand schon fast ganz verschwunden, ganzrandige ungeteilte Blätter hat B. lycioïdes. Nehmen dieselben an Grösse ab (wie bei B. parviflora und B. buxifolia) und krümmen sie sich konkav nach unten ein, so erhalten wir die Blattform von B. empetrifolia.

*) Vgl. Weddell, II, pag. 306.

stellt ein Blatt von Caltha sagittata dar. Ausgezeichnet ist es durch zwei Anhängsel, welche gegen die Blattfläche hin zurückgeschlagen sind. Noch auffallender ist Caltha dionaefolia, eine Pflanze, die man neuerdings mehrfach im Verdacht gehabt hat, eine Insektivore zu sein. Diese Vermutung ist indes wohl nur aus dem höchst unglücklich gewählten Artnamen entstanden, denn in der That hat das Blatt, von den kleinen Zähnchen am Rande abgesehen, mit einem Dionaeablatte fast gar keine Ähnlichkeit, und zeigt jedenfalls einen ganz anderen Bau. Die beiden Lamellen, welche hier deutlich auf der Blattfläche entspringen, bedecken hier beinahe die ganze Blattoberseite, nur schmale Spalten führen nach aussen. Die kleinen Zähne des Blattrandes geben demselben eine gewisse, aber sehr entfernte Ähnlichkeit mit einem Dionaeablatt. Das Blatt selbst ist lederig, und es ist klar, dass es vermöge seiner eigentümlichen Anhängsel sich ebenso verhält, als ob es zusammengerollt wäre, es ist auch in der Mittellinie etwas zusammengefaltet. Welche Funktion die Anhängsel da haben, wo sie an Grösse gegenüber der Blattfläche sehr zurücktreten, muss dahingestellt bleiben, allein dass sie bei Caltha dionaefolia in Verbindung mit der eigentlichen Blattspreite bewirken, dass ein System „luftstiller" Räume zustande kommt, kann keinem Zweifel unterliegen. Dass es sich hier also um denselben Vorgang handelt, wie er oben schon in verschiedener Ausbildung bei anderen Pflanzen besprochen wurde, wird auch dadurch bestätigt, dass die Aussenseite des Blattes sowohl als seiner Anhängsel frei von Spaltöffnungen ist, während diese auf der Innenseite in sehr grosser Zahl vorkommen. Zugleich sind ja die Spaltöffnungen durch ihre Lage hier wie in anderen Fällen vor Benetzung geschützt. Aus der Liste der vermutlichen Insektivoren wird diese Pflanze zu streichen sein, sie bietet auch nicht den geringsten Anhaltspunkt (wie etwa das Vorkommen der für die Insektivoren charakteristischen Drüsen etc., der anhaftende Insektenreste) für einen solchen Verdacht, und niemand hat an demselben eine Dionaea ähnliche Reizbarkeit beobachtet.

Fig. 6. *1* Caltha dionaefolia $^1/_1$ von oben. *2* Blatt von Caltha sagittata (ausgebreitet).

Was das Vorkommen anbelangt, so sei erwähnt, dass sie in dichten harten Rasen ebenso wie Caltha appendiculata wächst, und wie es scheint z. B. auf den Hermiteinseln sogar torfbildend auftritt*), im südlichen Teile von Feuerland bedeckt Caltha dionaefolia ebenfalls weite Strecken; dass sie auf meist feuchtem Grunde wachsen muss, zeigen z. B. die den Rasen anhaftenden Moose und Hymenophylleen. Caltha dionaefolia zeigt ausser der eigentümlichen Flügelbildung auch eine beträchtliche Verkleinerung der Blattfläche**), verglichen mit C. sagittata und anderen ähnlichen Arten. Dies wiederholt sich auch bei anderen hierhergehörigen Blattbildungen. Denn zum Rollblatttypus rechnen wir auch diejenigen Blattformen, welche mit Furchen versehen sind, die biologisch den Gruben der Espeletiablätter entsprechen. Als Beispiel dafür seien zwei Nassovien hier genannt, um so mehr, als dieselben den Übergang zum Nadelblatt zu bilden geeignet sind. Die Nassovia-Arten besitzen im allgemeinen lederige, am Rande mit Stachelzähnen versehene Blätter, deren Spreite direkt in die Scheide übergeht. Nassovia nivea hat eine flache, silberig behaarte Blattspreite, auf deren Oberseite eine Anzahl ziemlich tiefer Furchen sich befinden (vgl. den Querschnitt Fig. 7, 3), während diese auf den sich dachziegelig deckenden Blattscheiden fehlen. In den nach aussen durch Haare geschützten Gruben liegen das Assimilationsgewebe und die Spaltöffnungen, die aber auch auf der Blattunterseite auftreten. Bei Nassovia pumila hat das kleine (etwa 3 mm lange) Blatt schon ganz Nadelform, die Blattzähne sind eben noch angedeutet, der Blattbau ist ein ähnlicher, wie er oben für die Salzpflanze Niederleinia geschildert wurde, insofern als auch hier (vgl. Fig. 7, 1 u. 2) auf der Blattunterseite zwei tiefe mit Haaren ausgekleidete Furchen vorhanden sind, in denen ausschliesslich die Spaltöffnungen liegen. Sehr auffallend ist auch die Verschiedenheit in der Verdickung der Aussenwände der Epidermis ausserhalb und innerhalb der Gruben, ausserhalb sind sie sehr dick, in den Gruben verhältnismässig dünn, es ist dies auch auf dem in Fig. 7, 2 gezeichneten Querschnitt (etwas übertrieben) angedeutet. Nassovia pumila wächst in Südchile in den Fels-

*) Hooker, Flora antarctica.

**) Eine solche lässt sich auch bei den arktischen Formen der weitverbreiteten Caltha palustris an Herbarexemplaren feststellen, auch Asa Gray erwähnt von Alaska: „a radicant form of Caltha pulustris with leaves hardly an inch long at flowering time“ (report of the international polar expedition to Point Barrov, Alaska, pag. 191).

spalten der hohen Andenregion, Nassovia nivea geht noch höher hinauf („inter nives aeternas“ Poeppig). Bei beiden fällt auf dem Querschnitt die unverhältnismässig grosse und zu der etwaigen mechanischen Inanspruchnahme in keinem Verhältnis stehende Ausbildung sklerenchymatischen Gewebes auf.

Nassovia pumila, deren Habitus schon ein Lycopodiumähnlicher ist, mag überleiten zur Besprechung der anderen (speziell Paramo-) pflanzen mit Nadelblättern.

Diese Blattform, als deren Typus unter einheimischen Pflanzen wir etwa Juniperus oder Lycopodium betrachten können, findet sich bei einer Anzahl Paramopflanzen aus den verschiedensten Familien.

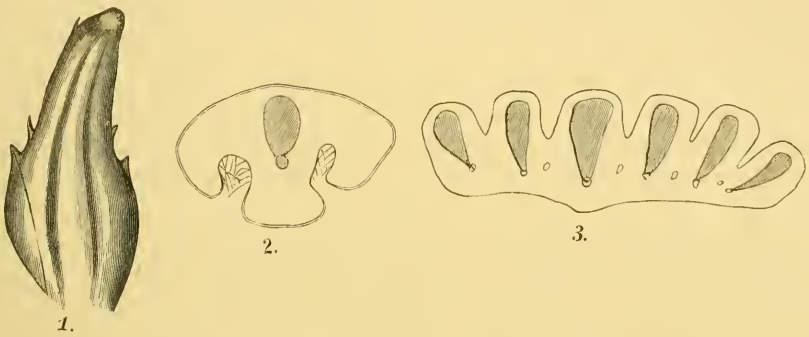


Fig. 7. *1* und *2* Nassovia pumila. *1* Blatt von unten gesehen, stark vergr., es verlaufen zwei Längsfurchen auf der Blattunterseite, welche auf dem Querschnitt (*2*) besonders deutlich hervortreten. Die starke Verdickung der Aussenwände der Epidermis (mit Ausnahme der in der Furche liegenden Epidermiszellen ist durch doppelte Conturierung angedeutet, das oberhalb des Blattnerven liegende Sklerenchymfaserbündel ist schraffiert. *3* Querschnitt durch ein Blatt von Nassovia nivea. Die Behaarung ist nicht mitgezeichnet, die Bastfaserbündel stark entwickelt. Die Furchen liegen hier auf der Blattoberseite.

Zunächst sei hier eine Rubiacee genannt, die auf dem Paramo von Mucuchies in Form eines sparrigen Strauches, mit Blättern, die etwa den Nadeln von Juniperus gleichen, vorkommt. Es ist Hedyotis nitida H. B. K. oder doch eine mit dieser, später der Gattung Rhacicallis zugerechneten Art nahe verwandte Form. In den Diagnosen werden die Blätter dieser von Hedyotis abgetrennten Gattung als „carnosa margine revoluta“ beschrieben. In der That sieht es auch, namentlich an trockenen Blättern so aus, als ob der Rand des Blattes ähnlich wie in den oben beschriebenen Fällen umgebogen sei. Es ist aber nur scheinbar so. „Umgebogen“ ist nur das Pallisadenparenchym, nicht die Blattfläche. Ersteres bedeckt die Blattoberseite (Fig. 7 auf

Taf. XII) und geht auch über die Seitenteile des Blattes, sich nach unten allmählich auskeilend. So weit das Pallisadenparenchym reicht, besitzt auch die Epidermis stark verdickte Aussenwände und ist spaltöffnungslos, auf der Blattunterseite finden sich in der viel dünnwandigeren Epidermis die zahlreichen Spaltöffnungen, welche die Ausführungsgänge der grossen Intercellularräume*) des Blattes darstellen; es kommt dies im wesentlichen auf dasselbe hinaus, als wenn das Blatt in der That umgeschlagen wäre, der grössere Teil der Blattfläche wird von dem Pallisadenparenchym eingenommen, welches nur verhältnismässig wenig transpiriert, ganz ähnlich wie bei einem Rollblatt von der Form des in Fig. 6 oder Fig. 11 derselben Tafel dargestellten Querschnitts.

An diese Rubiacee sei eine kleine Lobeliacee angeschlossen, welche den Lycopodien-Habitus besonders schön zeigt, und somit von Formen, wie sie die in unseren Gärten gezogenen Lobelien darbieten, weit abweicht**). Sie gehört der Gattung Lysipomia an und soll als Lysipomia lycopodioïdes bezeichnet werden [3]). Sie wächst an feuchten Stellen der Paramos und ist in zwei verschiedenen Exemplaren in Taf. XIII, Fig. 2a und 2b dargestellt. Die nadelförmige Gestalt der Blätter erhellt aus den Abbildungen ohne weiteres, ausserdem aber auch das ausserordentlich langsame Wachstum der (in natürlicher Grösse dargestellten) Pflänzchen. Es ist wohl anzunehmen, dass die Pflanze in jeder Vegetationsperiode nur einmal blüht und man sieht noch die Reste der Blüten früherer Jahrgänge und die zwischen ihnen liegenden Stücke des vegetativen Jahrestriebes. Ist die oben gemachte Annahme zutreffend, so ist der Jahrestrieb nur ein sehr kurzer, er erreicht in manchen Jahren nicht einmal 1 mm, bei kräftigen Exemplaren allerdings beträchtlich mehr. Der anatomische Bau des Blattes bietet nichts besonderes, auffallend sind die grossen und zahlreichen Intercellularräume, welche darauf hindeuten, dass wir — wie dies in der That auch der Fall ist, — eine auf feuchtem Boden wachsende Pflanze vor uns haben, die aber trotzdem durch Verringerung ihrer Blattfläche die Transpiration heruntersetzt.

---

*) Bei auf dürrem Boden wachsenden Pflanzen pflegen die Intercellularräume reduziert zu sein; bei manchen Paramopflanzen ist dies durchaus nicht der Fall.

**) Wie mir der neben anderen Beschäftigungen auch der Quacksalberei beflissene Don Jesús Quintero (de la Culata) mitteilte, soll diese Pflanze in Timotes „dictamno del paramo“ heissen.

Einen ganz ähnlichen Lycopodien-Habitus besitzt unter den Sympetalen die Valeriance Phyllactis aretioïdes*) und die Scrophularinee Ourisia microphylla**). Erstere wächst offenbar an ähnlichen Standorten wie Lysipomia lycopodioides, nämlich an „feuchten Standorten auf dem Hochplateau des Assuay und dem Berg Antisana 3700 m hoch", also in der Paramoregion. Die letztere dagegen ist eine Pflanze des südlichen Chile, die an sehr trockenen Standorten vorkommt, nämlich in den Spalten von Basaltfelsen in den Anden von Antuco. So treten die Beziehungen, welche oben auseinanderzusetzen versucht wurden, auch hier deutlich hervor, der „xerophile" Charakter von Paramopflanzen, die an feuchten Standorten wachsen! Bei Phyllactis ist noch anzuführen, dass eine habituell ganz ähnliche Art (Phyllactis sedifolia) auf den Falklandsinseln vorkommt, und dass bei ihr, wie bei Ourisia durch die dichte Deckung der Blätter ein weiterer Schutz derselben erzielt wird. Beide Pflanzen gehören übrigens Gattungen an, welche auch Arten mit wohl entwickelten flachen Blattspreiten besitzen, welche wohl als die ursprünglicheren gegenüber den mit Nadelblatt versehenen Arten zu betrachten sind. Dies gilt auch von anderen Verwandtschaftskreisen, von denen unter den Choripetalen hier zunächst die Hypericaceen genannt sein mögen.

Hypericum thuyoïdes, welches in der That ganz coniferenähnlichen Habitus hat (Taf. XIII, Fig. 3), gehört mit zu den schönsten Zierden der Paramos, da die kleinen Büsche mit grossen gelben Blüten oft ganz überladen sind. Die kleinen, nadelförmigen Blätter sind hier dicht angepresst, die Aussenwand ihrer Epidermiszellen sind stark verdickt***). Schon mehr der gewöhnlichen Blattform nähert sich das in Fig. 7, Taf. XIII skizzierte Hypericum, dessen Blätter zwar auch noch nadelförmig, aber sehr viel länger als bei der vorigen Art sind,

*) Weddell, Chloris andina, Pl. 47. B.

**) Poeppig et Endlicher, nova genera et species plantarum etc., I. Tab. 7. — Eine Pflanze der antarktischen Flora mit ausgesprochenem Lycopodium-Habitus ist die Stylidee Forstera clavigera Hook. fil. Sie teilt mit Lysipomia lycopodioides und Phyllactis aretioïdes den Habitus ebensowohl wie den Standort, denn der letztere ist „on the mountains in turfy and boggy places" (Hooker, Flora antarctica I, pag. 38); was Ourisia microphylla anbelangt, so zählt Poeppig in seinem Reisewerke — einem der besten unserer Litteratur — dieselbe mit einigen anderen Pflanzen auch als im Sprühregen eines Wasserfalls wachsend auf, jedenfalls handelte es sich um einen kalten Gebirgsbach, also um ähnliche Verhältnisse, wie sie oben mehrfach berührt wurden.

***) Die verdickten Stellen springen auf der Blattoberseite papillenförmig vor.

wahrscheinlich ist diese Art das Hyp. laricifolium, ich fand sie auf den Paramos namentlich an feuchten Stellen wachsend; erwähnt sei, dass die aufgerichtet stehenden Blätter eine dicke Epidermisaussenwand, Pallisadenparenchym auf beiden Seiten und Spaltöffnungen nur auf der Oberseite, nicht auf der nach aussen gekehrten Unterseite haben (bei H. thuyoïdes kommen sie, wenngleich selten, auch auf der Oberseite des Blattes vor).

Ausser den genannten Arten fand ich in der Paramoregion, aber nur im tiefern Teil derselben, auch ein Hypericum mit einer Blattform, die von der unserer einheimischen Arten nicht sehr abwich, die lederigen Blätter gleichen etwa denen von Buxus sempervirens, eine Bestimmung war mit der zu Gebote stehenden Litteratur nicht möglich. Jedenfalls sehen wir also, wie innerhalb der Gattung Hypericum die Blattbildung allmählich auf die Form von H. thuyoïdes herabsinkt.

Um zu der Familie zurückzukehren, von welcher wir ausgingen, so sind hier zunächst noch Compositen mit Nadelblattform anzuführen. Als Beispiel dafür diene ein kleiner auf den Paramos nicht seltener Strauch, das Lepidophyllum quadrangulare A. Gray. Schon der Gattungsname deutet auf die Schuppengestalt der Blätter hin, die Pflanze gleicht im Habitus der antarktischen Art Lepidophyllum cupressiforme, welche einen charakteristischen Bestandteil der Vegetation der Küste an der Magellansstrasse bildet*). Die nadelförmigen Blätter von Lepidophyllum quadrangulare liegen mit Oberseite dem Stamm an. Da die Blätter am Rande und ebenso die Stammoberfläche mit Wollhaaren versehen sind, so sind die Zwischenräume zwischen den Blättern mit Haaren ausgefüttert. Die Unterseite ist die assimilierende, sie besitzt eine dicke Aussenwand der Epidermiszellen (wahrscheinlich mit „Wachs"einlagerung resp. Auflagerung), spärliche Spaltöffnungen und Pallisadenparenchym, während die Oberseite reichlich Spaltöffnungen trägt, dünnwandige Epidermiszellen und Schwammparenchym besitzt.

*) Vgl. z. B. Cunningham, notes of the natural history of the Street of Magellan, pag. 102: „close to the beach two plants were growing plentifully. One of these was the Adesmia boronoïdes, belonging to the order Leguminosae. The whole surface of the plant, with exception of the petals, was covered with large glands, from which a viscid substance, with a very aromatic balsamic odour, exsuded. The other plant, also highly viscid and aromatic, was a shrubby composite, from one to three feet high, with the general aspect of a dwarf cypress or lignum vitae, very small scall like leaves, arranged in fours in an imbricated manner, and small yellow flowers. This was the curious Lepidophyllum cupressiforme."

Derartige Compositen sind nicht auf die andine Flora beschränkt, sondern kommen auch sonst vor. Es sei an der Hand der Abbildung Fig. 12 auf Taf. XXIII nur ein Beispiel hier genannt, das der Phaenocoma prolifera, einer Composite vom Kap. Die Schuppenblätter sind hier noch kleiner, als bei Lepidophyllum und liegen dicht an. Auf ihrer Innen- (Ober-) seite sind sie behaart, auf der Aussenseite liegt dem Blatt ein scheinbar parenchymatisches Gewebe dickwandiger Zellen auf, während die sonst bei derartigen Compositen (besonders stark z. B. bei Aphelexis macrophylla) stark verdickte Epidermis-Aussenwand hier dünn bleibt. Bei genauerer Betrachtung stellt jene pseudoparenchymatische Hülle sich heraus als gebildet aus zahlreichen dicht aneinander liegenden Haaren, die aus der Blattfläche entspringen. Auf einer schmalen Stielzelle steht eine langgestreckte Haarzelle, an der auf dem Querschnitt deutlich drei Membranschichten zu erkennen sind; eine äussere cutikularisierte, eine mittlere, die gequollen erscheint (und in der That auch durch Wasseraufnahme stark quillt) und eine innere stark lichtbrechende. Dieses pseudoparenchymatische Gewebe versieht hier dieselbe schützende Funktion wie sonst eine dicke Epidermiszellwand oder eine Hülle von Wollhaaren, zugleich geht aus der Abbildung hervor, dass auch hier die Blattunterseite (sie liegt in der Figur nach oben, in der Natur nach aussen) den Bau besitzt, der sonst der Oberseite zukommt, sie ist die dem Lichte zugekehrte.

Auch die Rosaceen liefern Pflanzen mit Nadelblattform, nämlich einige Alchemilla-Arten. Den Habitus derselben wird Alchemilla nivalis (Taf. XIII, Fig. 1) zur Genüge wiedergeben. Es handelt sich um Formen, bei denen eine Anzahl nadelförmiger Blätter scheinbar wirtelig gestellt, und unten zu einer den Stengel umschliessenden Scheide vereinigt sind, der Rand der einzelnen Blättchen ist nach unten umgebogen, und ausserdem sind dieselben auf beiden Seiten mit einem Überzug dicht anliegender Haare versehen. Vergleicht man indes diese Alchemillaform eingehender mit anderen, so ergiebt sich eine andere Auffassung der Blattbildung.

Auf den Paramos namentlich in den niedriger gelegenen Teilen nicht selten ist die Alchemilla tripartita. Die Laubblätter derselben (Fig. 8, 1) haben durchaus „normale“ Gestalt, d. h. eine dreiteilige Blattspreite *L.*, einen Blattstiel und am Grunde desselben, wie dies ja bei den Rosaceen gewöhnlich der Fall ist, Nebenblätter (*Sti* Fig.). Diese sind hier nicht einfach, sondern geteilt und entspringen einem scheidenförmig den Stengel umfassenden Blattgrund. Ganz ebenso

verhält sich z. B. Alchemilla hirsuta, die durch einen ziemlich dichten Haarüberzug ausgezeichnet ist. Zwischen dieser Blattform und derjenigen von Alchemilla nivalis scheint nun eine weite Kluft zu sein. In der That ist dem aber nicht so. Verfolgen wir die Blattbildung bei Alchemilla tripartita an einem blühenden Sprosse nach oben, also gegen die Hochblattregion hin, so treten zunächst Blätter, wie das in Fig. 8, 2 abgebildete auf, d. h. die Spreite hat an Grösse abgenommen, auch ihre Gliederung ist etwas einfacher, der Blattstiel ist sehr verkürzt. Noch weiter oben finden sich andere Hochblätter, Deckblätter von Blütenknäueln, bei denen der Blattstiel gar nicht mehr zur Ausbildung gelangt und die Blattspreite noch kleiner und

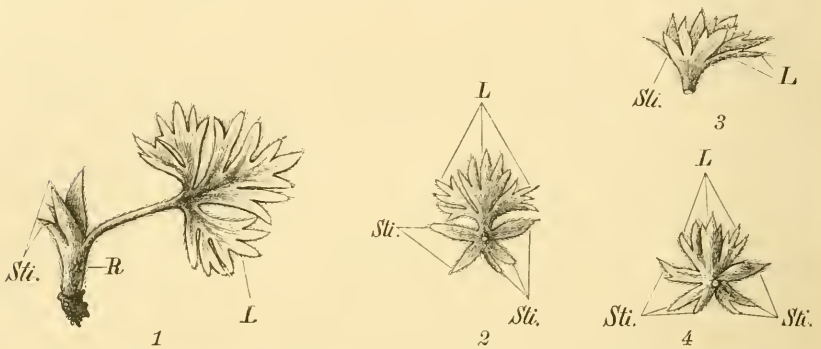


Fig. 8. Alchemilla tripartita, Blattbildung. *1* Laubblatt mit geteilter Spreite (*L*), Blattstiel und Nebenblättern (*Sti*). *2* Höherstehendes, schon der Hochblattregion angehöriges Blatt mit verkleinerter Spreite und verkürztem Blattstiel. *3* u. *4* ein noch höher stehendes Hochblatt.

weniger gliedert ist (Fig. 8, 3 und 4), letztere gleicht in ihren Abschnitten schon sehr den Nebenblättern, so dass man im Zweifel sein kann, ob man einen Abschnitt der Blattspreite oder den Nebenblättern zurechnen soll. Damit haben wir uns der Blattform von Alchemilla nivalis sehr genähert. Die letztere nämlich stimmt der Hauptsache nach überein mit der Hochblattform anderer Alchemillen, d. h. es liegt nicht ein Blattwirtel vor, sondern ein einziges Blatt, welches in der Weise reduziert ist, dass die Blattspreite dem Blattgrunde direkt aufsitzt, und ihre Teilungen an Gestalt den Nebenblättern gleich geworden sind. Dass diese Auffassung richtig ist, wird bestätigt nicht nur durch das Verhalten der Entwickelungsgeschichte*) (soweit

*) Dieselbe zeigt, dass die Blättchen nicht gleichzeitig auftreten, und dann etwa auf gemeinsamer Basis emporgehoben werden, wie dies bei einem Blatt-

dieselbe verfolgt wurde), sondern auch durch das Verhalten von Alchemilla galioïdes.

Diese Art, von welcher in Fig. 9 ein Blatt abgebildet ist, sieht in der That einem Galium sehr ähnlich. Sie wächst in der Sierra nevada von Merida an verschiedenen Standorten, und tritt, wenn man von Merida aus nach dem Schneegebirge hinaufsteigt, lange vor der Alchemilla nivalis auf. Sie findet sich teils in feuchten Schluchten, teils an freigelegenen Standorten und damit mag zusammenhängen, dass sie in ziemlich verschiedenen Formen vorkommt. Es finden sich solche mit spärlich behaarten flach ausgebreiteten Blättern und gestreckten Internodien und andererseits die „var sericea", deren Blättchen seidig behaart und nach unten umgebogen sind, dem entspricht dann auch eine Verkürzung der Internodien. An der Basis der Sprosse der Alchemilla galioïdes finden sich nun Blattformen, die den in Fig. 8 (2, 3 u. 4) abgebildeten durchaus entsprechen, auch an den weiter oben stehenden Blättern zeigen die Teile der Spreite häufig noch ihre Zusammengehörigkeit, oder Andeutungen weiterer Gliederung. So ist also auch hierdurch die Analogie mit der Hochblattform von Alchemilla tripartita u. a. bewiesen, und wie die Hochblätter dieser Art eine Umbildung der Anlagen der normalen Laubblattform darstellen, so werden wir auch die Blattform von Alchemilla galioïdes und Alchemilla nivalis als aus Umbildung gewöhnlicher Alchemilla-Arten entstanden betrachten dürfen. Demselben Vorgang werden wir übrigens bei einigen Umbelliferen begegnen. Ehe dieselben besprochen werden, mögen im Anschluss an Alchemilla kurz noch einige anderen Paramo-Rosaceen erwähnt werden, die einen charakteristischen Bestandteil der Vegetation bilden. Dahin gehören z. B. die Acaena-Arten, die durch Hackenfrüchte sich verbreiten und von denen einige, z. B. Acaena cylindrostachya, durch die dicht anliegende seidige Behaarung ihrer Blätter ausgezeichnet sind. Polylepis ist dadurch von Interesse, dass ihr der am weitesten in die Paramos hinaufgehende Baum resp. Strauch angehört, Polylepis sericea kommt sowohl in der Sierra nevada von Merida als auf dem Paramo de la Culata noch

Fig. 9. Alchemilla galioïdes abgelöstes Blatt n. G.

wirtel zu erwarten wäre, sondern die Blattanlage entsteht als einseitige Erhebung auf einer Seite des Stammvegetationspunktes und greift dann — wie dies bei Bildung stengelumfassender Blätter vielfach vorkommt — allmählich um denselben herum.

bei 3500 m Höhe vor, sie besitzt ein lederiges, unten behaartes Blatt. Spiraea argentea (durch den Artnamen genugsam charakterisirt) fand ich zwar auf den von mir besuchten venezolanischen Paramos nicht, sie kommt aber auf den Paramos der Kordillere von Bogota vor (vergl. Weddell a. a. O. pag. 231), auch die Hesperomeles-Arten der Paramos sind ausgezeichnet durch lederige, unten behaarte Blätter.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zurück zu den Andenpflanzen mit Schuppenblättern, so sind hier zunächst noch die Azorellen zu nennen. Betrachtet man das in Fig. 6. auf Taf. XIII abgebildete Stämmchen von Azorella caespitosa, so ergiebt sich der Lycopodium-Habitus dieser Umbellifere von selbst. Solche Formen mit einfach schuppenförmigen, dicht gedrängten Blättern und charakteristisch in Polstern wachsenden Stämmchen sind indes für die Paramos nicht bekannt, sie finden sich in den trockneren, südlichen Teilen der Kordillere, in den höchsten Regionen derselben nahe dem ewigen Schnee, ebenso in dem antarktischen Gebiete. Dagegen kommen Azorella-Arten mit Blättern, die eine wohlentwickelte Blattspreite besitzen, auch auf den Paramos vor, und da in dieser Gattung die Umbildung der Blätter und die Anpassung der Blattform an den Standort ganz besonders deutlich hervortritt, so wird eine kurze Besprechung derselben von Interesse sein.

Es lassen sich bezüglich der Blattbildung drei Gruppen von Azorella-Arten unterscheiden: bei der ersten finden sich Blätter, die denen der meisten anderen Umbelliferen im wesentlichen gleichen, d. h. bestehen aus Blattspreite, Stiel und Scheide; bei der zweiten Gruppe ist der Stiel verschwunden, die Spreite, welche aber noch gegliedert ist, sitzt direkt der Scheide auf, und das Blatt gewinnt dadurch eine Form, welche der der Hochblätter anderer Umbelliferen entspricht; bei der dritten hat die Blattspreite, welche direkt in die Scheide übergeht, keine Gliederung mehr, das ganze Blatt ist auf eine kleine Schuppe reduziert. Dem entsprechen auch Verschiedenheiten im Wuchs der ganzen Pflanze und im Bau des Blattes.

Die erste Gruppe bedarf hier keiner besondern Schilderung, da sie ja eben das gewöhnliche Verhalten von Pflanzen niedrigerer Lagen wiederholt. Es gehört hierher z. B. die auf den Anden von Merida wachsende Azorella crenata, von der hier nur bemerkenswert ist, dass sie in zwei Formen vorkommt (was offenbar auch für

manche andere Azorella-Art gilt*), einer, welche niedrigeren, feuchteren Standorten entspricht, (demgemäss stehen die Stämmchen in lockeren Rasen und sind eine verhältnismässig grosse Blattspreite und lange Blattstiele vorhanden), und einer var. compacta mit dichtrasigen Stämmchen, verkürzten Internodien, viel kleineren Blättern und kürzeren Blattstielen, eine Form, die wir als Höhenform bezeichnen können und deren Eigentümlichkeiten bei den anderen Gruppen in gesteigertem Masse sich vorfinden, während sie hier offenbar direkt durch den Standort veranlasst sind. Die Gestaltung der Blattspreite im einzelnen (ob geteilt, oder nur am Rande eingekerbt etc.) hat für unsere Zwecke hier kein Interesse**). Erwähnt sei nur, dass auch in dieser Gruppe schon Formen vorkommen mit einfacher ungegliederter Blattspreite. Dahin gehört, z. B. Azorella filamentosa, welche dem Typus des Rollblattes angehört, da bei ihr die Blattspreite nach oben eingekrümmt ist. Der Spalt ist aber nicht so eng wie z. B. bei Empetrum.

Die Blattbildung der zweiten Gruppe zeigt, wie erwähnt, mit derjenigen der Alchemilla nivalis die Übereinstimmung, dass wir hier einen ganz ähnlichen Rückbildungsprozess vor uns haben, wie er bei der Umbildung der Laubblätter zu Hochblättern vielfach stattzufinden pflegt, nur dass die Endstufe der Hochblattbildung, bei der eine Spreitenanlage überhaupt nicht mehr vorhanden ist, bei den Azorellablättern nicht erreicht wird. Als Beispiel diene zunächst Azorella trifurcata (Taf. XIII, Fig. 13). Das Blatt besteht aus einer dreiteiligen Blattspreite, die direkt dem Blattgrund aufsitzt, der scheidig ausgebildet ist. Für Hochblätter ist charakteristisch auch die Nervatur, indem die Nerven hier vom breiten Blattgrund aus direkt nach der Blattspitze resp. dem Blattrande hin verlaufen. Auch dies ist hier zu beobachten, allerdings mit der Modifikation, dass die Bündel sich dem Mediannerven nähern und mit ihm anastomosieren, so dass sie wie Auszweigungen desselben aussehen. Dies gilt auch für andere derartige Azorellablätter, soweit dieselben untersucht wurden, und

*) So für Azorella lycopodioides.

**) Eine geteilte Blattform, wie sie auch sonst bei Umbelliferen nicht selten ist, hat z. B. Az. trifoliata. Sie ist auch keine echte Andenpflanze, denn sie findet sich zwar auf beständig feuchten Wiesen in der Kordillere von Ovalle, ist aber häufiger in tiefer gelegenen Gegenden und geht selbst bis zur See herunter (vgl. Weddell, a. a. O. pag. 197). Azorella Ranunculus sieht etwa aus wie eine Hydrocotyle, sie wächst gleichfalls an feuchten Standorten der antarktischen Flora.

wir dürfen die Stelle, wo die Anastomose stattfindet, wohl als die Grenze zwischen Blattspreite und Blattgrund betrachten. Würde sich bei der jugendlichen Blattanlage die Zone zwischen Blattspreite und Blattgrund strecken, so würde ein Blattstiel entstehen, statt dessen sind die Grössenverhältnisse des ganzen Blattes reduziert. Die Bildung des Blattstiels unterbleibt, und so kommt die Hochblattform (aber hier in der Laubblattregion) zu stande.

Eine sehr merkwürdige hierhergehörige Form ist Azorella madreporica. Schon der Habitus ist ein sonderbarer. Die Stämmchen sehen in der That viel mehr den Korallen ähnlich, nach denen sie benannt sind, als einer Pflanze. Sie sind so dicht aneinander gedrängt, dass sie durch gegenseitigen Druck prismatisch werden. So überzieht die Pflanze in dichten, zuweilen gegen zwei Meter hohen Polstern die Felsen nahe dem ewigen Schnee. Die Blatt spreite ist hier, wie die Abbildung zeigt, sehr klein, namentlich auch im Verhältnis zu dem sehr entwickelten Blattgrund, der als schützende Hülle das Stämmchen umgiebt; dazu ist die Blattoberseite noch mit borstigen Haaren versehen, und so, abgesehen von ihrer lederigen Beschaffenheit, vor Transpiration geschützt. Wie wohl alle Azorellen ist die Pflanze reich an Gummiharz, das wohl infolge von Verletzungen auch auf der Oberfläche der Polster erscheint, und von den Hirten unter dem Namen Yareta oder Llarete (was bezüglich der Aussprache so ziemlich auf dasselbe hinauskommt) nach Gay als Mittel gegen Kopfschmerz gesammelt wird*).

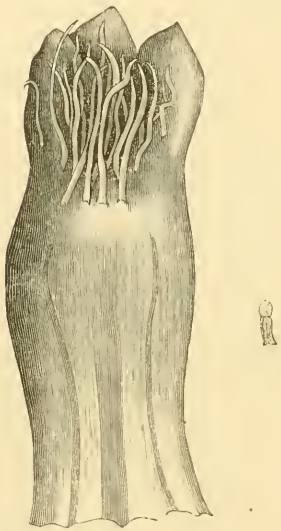


Fig. 10. Azorella madreporica, rechts Blatt in natürlicher Grösse, links von oben 15 mal vergr. Auf der Blattfläche entspringt eine Anzahl borstenförmiger Haare.

Der Wuchs in dichten Polstern ist auch für andere Azorella-Arten charakteristisch, sie bilden Massen, die, wie etwa die Polster eines Leucobryum in unseren Wäldern, nur auf ihrer Oberfläche

*) „Plante tout à fait compacte et commune tapissant les roches quoique quelquefois d'une épaisseur de près de deux mètres. Rassemblant plutôt à un madrepore où une de ces éponges sans forme qui rompent sur les pierres. Les bergers lui donnent le nom de Yareta ou Llareta et récoltent sur le surface une résine qu'ils emploient pour le mal de tête". (Gay.)

chlorophyllhaltige, assimilierende Organe haben, während unter dieser dicht zusammengedrängten Kruste die lebenden oder abgestorbenen älteren Teile sich befinden, die, soweit sie leben, noch der Stoffaufnahme und Stoffspeicherung dienen werden. Mutatis mutandis können wir ein solches Polster einer Kaktee vergleichen, bei der auch nur eine dünne assimilierende Schicht den an Masse weit überwiegenden übrigen Teil der Pflanze überzieht. So ist z. B. Azorella Selago „die häufigste Pflanze in Kerguelensland, wo sie den felsigen Boden am Meeresrande mit braunen, viele Fuss weit ausgedehnten Massen bedeckt, die oft so weich sind, dass der Reisende bis zur Mitte des Körpers darin versinkt."

Berühmter ist die Azorella caespitosa (= Bolax glebaria) der Falklandsinseln, von der Fig. 6 auf Tafel XIII ein einzelnes Stämmchen zeigt. Sie ist namentlich durch Hookers Schilderung näher bekannt geworden, (Flora antarctica). Azorella caespitosa bildet hohe, vollkommen halbkugelige Polster von blasser und schmutzig gelbgrüner Farbe und gleichmässiger Oberfläche, die so hart ist, dass man sich die Knöchel daran brechen kann. Wenn der Tag warm ist, macht sich in der Nähe dieser Polster ein schwach aromatischer Geruch bemerkbar, und Tropfen oder Thränen eines klebrigen weissen Gummis fliessen aus verschiedenen Teilen dieser vegetabilischen Polster. Sie stehen gesondert voneinander und sind 3—4 Fuss hoch, obwohl sie oft halbkugelige Gestalt haben, sind sie zuweilen doch auch viel breiter als hoch und können 8—10 Fuss lang werden. Die ganz alten beginnen nahe dem Grunde abzusterben, wo ringsherum ein Wegbröckeln eintritt, und da sie nur eine schmale Anheftungsstelle haben, so gleichen sie ungeheuren, auf der Erde liegenden Bällen oder Kugeln. Bei genauerer Prüfung zeigt sich jede Masse als durchaus krautig, die äussere Hülle besteht aus unzähligen kleineren Sprossen, die alle gleich hoch werden und mit sich dicht deckenden Blättern besetzt sind. Sie sind so fest zusammengepackt, dass es sogar schwierig ist, einen Teil mit dem Messer herauszuschneiden, während die Oberfläche so gleichmässig ist, dass sich zuweilen Flechten auf ihr ausbreiten und andere Pflanzen auf der Oberfläche der Polster in gelegentlich entstandenen Löchern oder abgestorbenen Stellen derselben vegetieren. Jedes dieser grossen Polster ist aus einem Samen entstanden, und das Ergebnis eines langjährigen, vielleicht mehrere Jahrhunderte hindurch fortgesetzten Wachstums; wobei natürlich die Keimpflanze sich reichlich verzweigen muss. Schon wenn dieselbe

einen Durchmesser von einem Fuss erreicht hat, ist die Oberfläche glatt und konvex. Die Hauptwurzel wird durch, an der Basis der Stämmchen entspringende Seitenwurzeln ersetzt, welche in den durch Zerfall der unteren Teile der Pflanze entstehenden Detritus hineinwachsen.

Es entspricht diese Schilderung ganz der, welche Meyen*) schon früher von dem Polsterwuchs der Azorellen, Verbenen und Lycopodien in der Kordillere gegeben hatte — „ganze grosse Felsenblöcke sind oftmals mit einem dichten und äusserst harten Rasen bedeckt, welcher immer nur von einem einzigen Pflänzchen entstanden ist. Dabei sind diese Rasen so dicht und hart, dass es schwer fällt, selbst mit den schärfsten Instrumenten einzudringen. Der Stamm einer solchen Pflanzenfamilie, die sicherlich ein Denkmal vieler Jahrhunderte ist, erreicht selten die Länge von einem Fusse, gewinnt aber zuweilen eine Dicke von 5—6 Zoll und zeigt, gleich von seiner Basis angehend, eine unendlich vielfache Verästelung und Verzweigung. Durch die beständige Vergrösserung, welche der Stamm dieses Pflänzchens in der Dicke erlangt, nimmt er auch an Länge etwas zu (sic!) und somit erhebt sich der Rasen, welchen die Pflanze bildet, allmählich und nimmt zuletzt eine gewölbte Form an. Der vielen harzigen Stoffe wegen, welche diese kleinen Umbellaten enthalten, brennen sie sehr gut und das Feuer hält bei einer solchen frischen Pflanze sehr lange an. Reist man über jene wüsten Gegenden der Kordillere, wo alle baumartige Vegetation fehlt, so sieht man häufig diese angebrannten Pflanzenhaufen, oft nur bis zur Hälfte verbrannt, und man muss sich selbst ihrer bedienen, um das nötige Feuer zur Erwärmung zu erhalten."

Dass dieser Polsterwuchs in Verbindung mit der Reduktion der Blattgrösse und der dicht gedrängten Stellung der Blätter ein vortreffliches Schutzmittel gegen Transpiration und raschen Temperaturwechsel ist, bedarf keiner weiteren Begründung. Es mag nur auf zwei Gesichtspunkte aufmerksam gemacht werden, welche hierbei gleichfalls in Betracht kommen. Einmal muss ein solches Polster, wenn es gehörig durchnässt ist, das Wasser wie ein Schwamm festhalten — was ja auch für die Polster der Moose gilt —, und dann wird bei denjenigen Polsterpflanzen, welche in Strichen mit fast stets bewölktem Himmel und seltenem Sonnenschein wachsen, vielleicht auch

*) Meyen, Pflanzengeographie. 1836. pag. 102.

die stärkere Erwärmung und langsame Wärmeabgabe dieser Polster, wenn einmal die Sonne herauskommt, von Nutzen sein, nicht nur für eine energischere Wasseraufnahme der Wurzeln, sondern auch für die anderen Lebensvorgänge. Dass es sich übrigens bei Azorella caespitosa u. a. zunächst um eine „xerophile“ Einrichtung handelt, zeigt auch die starke Verdickung der Epidermiszellen-Aussenwand; auch sind die Spaltöffnungen in tiefe Gruben versenkt. Die Gefässbündel sind nur wenig entwickelt (wogegen der Gummiharzgang sehr gross ist), ihre Verteilung stimmt im wesentlichen mit der oben kurz geschilderten überein.

Der Polsterwuchs ist nicht auf die Azorellen beschränkt. Eine Anzahl Alpenpflanzen und auch Pflanzen anderer Bergregionen zeigen ihn in ausgezeichneter Weise. Von den ersteren sei hier nur erinnert an eine Anzahl Saxifraga-Arten, Silene acaulis, Androsace helvetica u. a. Viel auffallender kehrt dieselbe wieder bei Pflanzen anderer Hochgebirge, so bei Thylacospermum rupifragum, einer Caryophyllee die in West-Tibet in einer Höhe von 15—16000 Fuss wächst und dicht gedrängte Polster von beträchtlicher Ausdehnung bildet, bei der Composite Abrotanella forsterioïdes, welche auf den Gebirgen Tasmaniens in grossen dichten Polstern wächst, besonders aber bei Raoulia mammillaris, der „Schafpflanze“ der Alpen Neuseelands. Besser als aus einer Beschreibung wird der Habitus dieser merkwürdigen Pflanze aus der Abbildung Fig. 11 hervorgehen, welche nach einer Photographie angefertigt ist, die ich von einem in Kew befindlichen Exemplar aufnahm; dasselbe besitzt einen Längendurchmesser von 81 cm, einen Breitendurchmesser von 68 cm und eine Höhe von 32 cm. Die Raoulia sieht ebenso wie die Azorella madreporica einem Korallenstock viel ähnlicher, als einer Composite. Nicht nur sind die einzelnen Stämmchen dicht gedrängt, sie sind auch von weissen Haaren dicht bedeckt, man wird sich nicht wundern, dass diese Pflanze im stande ist, zu wachsen „on the bare mountain tops, so closely resembling a sheep at a very short distance, that the most experienced sheperds are often deceived by their appearance“ (Notiz von Dr. Haast). Von Blättern sieht man bei dieser Raoulia äusserlich gar nichts mehr, es ist eine weisse Masse, die nur in der Nähe die den einzelnen Sprossen entsprechenden Hervorragungen zeigt, ähnlich verhält sich offenbar die Haastia pulvinata; übrigens giebt es auch Raoulia-Arten mit ericoïdem Habitus; und dieser Habitus findet sich auch sonst noch bei Compositen, welche an trockenen Standorten

wachsen, in charakteristischer Weise, verbunden mit Wollhaarbekleidung, z. B. bei den Lychnophora-Arten, welche die trockenen Campos Brasiliens bewohnen.

Von anderen Pflanzenfamilien, die im Hochgebirge ähnliche Gestaltung annehmen, wie sie hier von Azorella und Raoulia beschrieben wurde, sei noch eine Kaktee genannt. In den Paramos habe ich keine einzige Kaktee getroffen — so häufig sie auch in den niedrigeren trockenen Teilen der Kordillere sind — wahrscheinlich ist es dort für diese Familie zu feucht, da viele Angehörige derselben nur zur Zeit des Wachstums eine grössere Bodenfeuchtigkeit ertragen, während sonst die Wurzeln leicht faulen. In Peru finden sich dagegen einige Kakteen in der alpinen Region der Kordillere (welche dort ja viel trockener ist als die Paramos), die Meyen*) geschildert hat. „Auf dem Plateau des südlichen Peru, nahe der Vegetationsgrenze, findet man mehr oder weniger grosse Haufen von 1—1½ Fuss Höhe, welche mit gelbroter Farbe geschmückt sind, und von ferne her oft ganz täuschend dem ruhenden Wilde ähneln. Doch bei näherer Untersuchung verhält es sich ganz anders; jene Häufchen werden durch niedere Kakteen gebildet, deren Blätter dicht aneinander gedrängt sind, und gelbrote Stacheln von 2—3 Zoll Länge zeigen, welche die ganze Oberfläche des Haufens bedecken und denselben jene gelbrote Farbe erteilen. Aus der Tiefe jener Stacheln ragen die Blüten hervor, gehen jedoch nicht über ihre Oberfläche hinaus. In jenen öden Gegenden, wo nur ähnliche Haufen von Azorellen, Bolax, Fragosen zwergartige Verbenen und Lycopodien die Erde und die Felsen überziehen, da tragen jene sonderbaren Gewächse vieles zur Darstellung des Charakters der Gegenden bei.“ Die „Blätter“, von denen Meyen spricht, sind wohl die blattähnlich abgeflachten Stammglieder einer Opuntia, es handelt sich wahrscheinlich um die Opuntia Ovallei Gay (oder eine verwandte Form), welche über 4000 m hinaufgeht und nur kleine (2—2½ cm lange) Stammglieder besitzt; von ihr giebt auch Weddell**) an „cette plante forme sur le sol une masse tuberculeuse aplatie et plus ou moins épaisse .... dans les points très élevés de la Cordillère cette masse stratiforme est presque unie.“

Die letzte Kategorie von Paramopflanzen wird gebildet durch diejenigen, die nur wenig über den Boden sich erheben, und meist eine bodenständige Blattrosette und eine knollenförmig verdickte, als

*) Meyen, Grundriss der Pflanzengeographie. 1836. pag. 173.

**) A. a. O. pag. 313.

Fig. 11. Raoulia mammillaris, nach einer vom Verf. aufgen. Photographie eines toten Exemplares im botan. Museum Kew

Reservestoffbehälter dienende Wurzel bilden. Diese Gestaltung ist eine so einfache, dass sie keiner näheren Erwähnung bedarf. Es ist auch klar, dass eine bodenständige Blattrosette schon durch ihre Stellung dem Einfluss der eisigen Paramowinde zum guten Teil entgegen ist, und dazu kommt ihr die höhere Temperatur der oberen Bodenschichten resp. der untersten Luftschicht zu gute. Solche Alpenpflanzen bilden denn auch in den hohen Teilen der Paramos mit einen Hauptbestandteil der Vegetation. In der Höhe, auf welcher die in Tafel X wiedergegebene Photographie aufgenommen wurde, fanden sich neben den grossen Espeletien namentlich zwei solcher Pflanzen, zwei Compositen, deren Blütenköpfe unmittelbar über dem Boden entspringen, Liabum uniflorum, Werneria pumila, eine Malvacee, Malva acaulis, und eine kleine Erdorchidee*) mit fleischig verdickten (aber nicht knolligen) Wurzeln. Schon hieraus erhellt, dass auch hier Angehörige aus verschiedenen Familien in demselben Habitus zusammentreffen, und dies wird durch eine Durchmusterung anderer Familien noch mehr erläutert.

Blattrosetten, von denen aus sich nur die kurzlebigen Blütensprosse über den Boden erheben, besitzen nämlich eine ganze Anzahl Compositen (ausser den schon genannten z. B. noch Werneria nubigena, Erigeron rosulatum u. a., ferner Valerianeen, z. B. Valeriana rigida, Val. tenuifolia, Malvaceen (ausser der genannten Malva-Art z. B. auch Malvastrum compactum mit Blättern, die dazu noch dicht filzig behaart sind), Violaceen u. a. In der Gattung Viola z. B. finden sich in der Sektion „Asterias"-Formen mit höchst eigentümlichem Habitus, sie haben Blattrosetten mit einfachen Blättern, die bei Viola rhombifolia noch ziemlich breit sind, bei anderen Arten schmäler

*) Alle diese Pflanzen zeigen in ihrem Blattbau keinen xerophilen Charakter, ziemlich dünne Cuticula etc. Die Blätter sind eben durch die Lage am Boden vor den Paramowinden geschützt, ebenso die Blütenstände. Bei Eryngium pumilum, einer Andenpflanze, die gleichfalls hierher gehört, sind die Blütenstände so kurz gestielt, dass sie dem Boden aufsitzen. Nachträglich aber verlängert sich der anfangs sehr kurze Stiel, so dass die Fruchtstände mehrere cm über den Boden emporgehoben werden, was natürlich die Verbreitung der Früchte erleichtert. — Dass übrigens die oben genannten Paramopflanzen dem Austrocknen Widerstand leisten, zeigt sich auch beim Trocknen derselben für das Herbar. An der genannten Malvacee mit dicker fleischiger Wurzel blühte eine Blüte auf, nachdem sie mehrere Tage zwischen (öfters gewechseltem) Fliesspapier gelegen hatte. Offenbar funktioniert die fleischige Wurzel hier wie bei anderen derartigen Pflanzen auch als Reservebehälter für Wasser.

werden. Es wachsen diese Viola-Arten, wie es scheint, namentlich auf vulkanischem Gestein, einige davon haben ganz den Habitus eines Sempervivum, z. B. Viola Cotyledon und Viola Sempervivum.

Von anderen eigentümlichen Paramopflanzen, die in keine der oben genannten Kategorieen sich einreihen lassen, seien hier namentlich noch die Umbelliferen mit Juncusblatt ähnlichen Blättern genannt. Es sind zwei Formen, welche hierher gehören, nämlich Ottoa oenanthoïdes und Crantzia linearis. Erstere fand ich auf der Sierra nevada von Merida (bei ca. 4000 m), letztere kommt nach Weddell (a. a. O. pag. 202) in Peru und Bolivien vor auf „pâturages marécageux à 4000 m et audessus", ausserdem ist sie auch ein Bestandteil der antarktischen Flora, die Pflanze wächst dort in grosser Menge neben den Wasserläufen, welche die Süsswasseransammlungen mit der See verbinden, also auch an feuchten Standorten. Die Blätter von Ottoa gleichen einem Juncusblatte (früher irrig als „culmus sterilis" bezeichnet), abgesehen von ihrer Gliederung, sehr. Es sind diese eigentümlichen Blattformen morphologisch wohl als Blattstiele aufzufassen, deren Spreite verkümmert ist. Mit diesem Begriff ist allerdings viel Missbrauch getrieben worden, aber hier liegt die Annahme doch aus verschiedenen Gründen nahe. Für Crantzia giebt Weddell nämlich an, dass z. B. in den südlichen Teilen Argentiniens die Blätter nicht nur länger seien, als bei den auf den Anden wachsenden Exemplaren, sondern auch eine Blattspreite besitzen („— se terminent par un limbe linéaire-lancéolé tout à fait plan). Bei Ottoa fand ich bei der Untersuchung der Blattentwicklung, dass jedes Blatt an seinem Ende eine kleine Vertiefung resp. Abflachung zeigt, welche man wohl als die, auf sehr früher Stufe der Entwicklung stehenbleibende Spreitenanlage betrachten darf. Dieselbe ist sehr früh schon nachweisbar, bleibt aber in ihrer Entwicklung sehr bald stehen, ehe sie irgend eine Gliederung erreicht. So spricht also auch die Entwicklungsgeschichte dafür, dass wir es mit einer abgeleiteten Blattform zu thun haben. Dass dabei die verkümmernde Spreitenanlage zuweilen, wie dies von Crantzia angeführt wurde, wirklich zur Ausbildung gelangt, kann nicht wunder nehmen, denn das ist bei verkümmernden Organen nicht selten. Bei den Blättern von Oxalis bupleurifolia z. B. ist der Blattstiel zum Phyllodium entwickelt, die Spreite verkümmert. Bei einem Exemplar, welches warm und feucht gehalten wurde, entwickelte sich am Ende der Phyllodien statt der sonst verkümmernden Spreitenanlage eine dreizählige Blattspreite.

Es fragt sich, ob diese Änderung der Blattgestalt mit den äusseren Lebensverhältnissen in Beziehung gebracht werden kann. Vor allem ist hervorzuheben, dass diese Umbelliferen mit Juncus (dessen radiär gebaute Blätter aber nicht Blattstielen entsprechen) denselben Standort: sumpfige resp. nasse Stellen teilen. Dies spricht sich auch aus darin, dass die Blätter aller dieser Pflanzen grosse lufthaltige Räume besitzen, wie dies ja bei Sumpf- resp. Wasserpflanzen die Regel ist. Andererseits liegt auch eine entschiedene Reduktion der Oberflächenentwicklung vor, wie sie sich bei jenen Umbelliferen schon in der Verkümmerung der Blattspreite ausspricht, während der radiäre Bau des Blattstiels resp. bei Juncus des ganzen Blattes mit dem aufrechten Stand desselben zusammenhängt. In der That werden sich Sumpfpflanzen unserer Gegenden vielfach unter Bedingungen finden, die denen der Paramopflanzen einigermassen entsprechen, d. h. sie wurzeln in einem Substrat, das erfahrungsmässig eine durchschnittlich niedrigere Temperatur hat, als der Boden, auf dem Landpflanzen wachsen, in welchem also trotz des reichlich vorhandenen Wassers die Wasseraufnahme eine weniger energische sein wird. Zudem sind Sumpfpflanzen gewöhnlich einer andauernden Insolation ausgesetzt.*) So werden wir uns nicht wundern dürfen, wenn wir auch bei ihnen Einrichtungen antreffen, welche geeignet sind, die Transpiration herunterzusetzen. Schwendener**) hat neuerdings darauf hingewiesen, dass einige sumpfbewohnende Carex-Arten geschützte Spaltöffnungen, ähnlich wie manche Steppenpflanzen, besitzen, eine Einrichtung also, welche zu denen zählt, welche die Transpiration heruntersetzen. Er meint, es könne wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die heutigen Standortsverhältnisse der Carices unserer Flora diese Verhältnisse nicht „erklären“. In der That aber liegt hier, wie erwähnt, wohl ein ähnliches Verhältnis wie bei den Paramopflanzen vor, und diese Carices stehen keineswegs isoliert, denn auch andere Sumpf- und Moorpflanzen zeigen dasselbe Verhältnis. Ledum palustre z. B., eine charakteristische Moorpflanze, hat Blätter, die oben verdickte Epidermiszellwände, auf der Blattunterseite aber einen dichten Haar-

---

*) Dieselbe wird natürlich auf ein vertikal gestelltes Blatt, wie es Juncus und die genannten Umbelliferen haben, weniger energisch wirken, als auf eine rechtwinklig zum Einfall der Lichtstrahlen orientierte Blattfläche.

**) Schwendener, die Spaltöffnungen der Granniceen und Cypericeen. Sitzungsberichte der Königl. preuss. Akad. der Wiss. 1889.

filz besitzen, und auch andere Moorpflanzen besitzen analoge Einrichtungen, wie z. B. Andromeda polifolia.

Alle diese Pflanzen können auch an trockenen Standorten wachsen, aber da sie wenig transpirieren, auch an solchen, wo Wasser zwar genug vorhanden ist, aber von den Wurzeln nicht in ausgiebiger Menge aufgenommen wird. So können wir uns nicht wundern, wenn dieselben Pflanzen, welche bei uns in Mooren vorkommen, wo sie vor der Konkurrenz der meisten anderen Pflanzen geschützt sind, im arktischen Norden, wo durch die Temperaturverhältnisse viele andere Pflanzen ausgeschlossen sind, auf trockenen, warmen Stellen vorkommen. Dies wird von Ledum palustre z. B. ausdrücklich angegeben*), ebenso für Saxifragen; z. B. S. Hirculus u. a. Vaccinium uliginosum wächst in Grönland nicht wie bei uns auf feuchtem, torfigem Boden, sondern mit Empetrum nigrum auf trockenen Anhöhen, auf welchen sich auch Ledum palustre var. decumbens findet. Ebenso wurde oben ja erwähnt, dass Espeletia-Arten sowohl im Sumpf als auf Felsen wachsen können. Jedenfalls zeigen alle diese Beispiele, wie misslich es ist, aus den Strukturverhältnissen etwa auf die Bedingungen schliessen zu wollen, unter denen eine Pflanze wächst; denn eine xerophile Struktur berechtigt, wie oben dargelegt wurde, noch keineswegs dazu, daraus einen trockenen Standort der betreffenden Pflanze abzuleiten, sondern nur einen solchen, der einen Schutz gegen Transpiration notwendig macht. Bei den Paramopflanzen kommen, wie oben erwähnt, namentlich die heftigen Winde in Betracht, gegen deren Wirkung sich die Vegetation durch die geschilderten Gestaltungsmassregeln schützt. Dass diese am auffallendsten hervortreten müssen bei Pflanzen, welche bedeutendere Höhe erreichen, ist klar. Es liegt dasselbe Verhältnis vor, auf welches auch im ersten Teil bei Schilderung der Epiphytenvegetation hingewiesen wurde: kleine Epiphyten, bei denen die Ansprüche an Wasserversorgung etc. keine grossen sind, zeigen meist wenig oder keine „Anpassungen", die bei grossen Formen, wie Platycerium, so auffallend hervortreten. So finden wir auch auf den Paramos neben den Espeletien mit ihrem merkwürdigen Blattbau kleine Geraniaceen, Potentilla- und Gentiana-Arten, deren Habitus demjenigen der verwandten Formen unserer Breiten entspricht. Ausserdem kommt ja stets noch, wie gleichfalls früher

*) Kjellmann, Aus dem Leben der Polarpflanzen in Nordenskjöld, Studien und Forschungen, pag. 464.

hervorgehoben wurde, ein Faktor in Betracht, den man als das unbekannte x oder die „innere Konstitution“ bezeichnen kann, und der bedingt, dass von zwei unter denselben Verhältnissen wachsenden Arten eine zuweilen deutliche Anpassung an den Standort zeigt, während die andere auch ohne äusserlich sichtbare Anpassungscharaktere auskommt.

Wie viel von den Eigentümlichkeiten der Wuchsverhältnisse hochandiner Pflanzenformen auf die direkte Einwirkung der äusseren Faktore kommt, bedarf der Untersuchung; dass eine solche direkte Einwirkung existiert, ist zweifellos, es fragt sich nur, wie weit sie geht. Bei manchen Azorellen z. B. findet man in den Herbarien Formen von sehr verschiedenem Habitus (z. B. A. Selago), bei der einen sind die Internodien so kurz, dass die Blätter sich decken (wie bei der in Fig. 6 auf Taf. XIII abgebildeten Art), bei anderen Exemplaren derselben Art sind die Blätter durch Streckung der Internodien auseinander gerückt, und erstere werden die Hochgebirgsformen sein. Ob die Hemmung des Längenwachstums erfolgt durch den Einfluss des Lichtes oder anderer Faktoren, kann natürlich nur experimentell entschieden werden. Ebenso ist die Grösse, welche die Blätter erreichen, zweifellos innerhalb gewisser Grenzen von äusseren Faktoren abhängig.

Anmerkungen.

1) Compositen, vom Verf. gesammelt auf den Paramos der Kordillere von Merida, bestimmt von Dr. F. W. Klatt.

Tribus I: *Eupatoriaceae:*

1. Trichogonia arguta, Benth et Hook. Gen. Plant. II, p. 243, No. 61.

Tribus II: *Asteroïdeae:*

2. Lepidophyllum quadrangula, Asa Gray; Proc. Amer. Acad. V, p. 122.
3. Hinterhubera ericoïdes, Wedd. Chloris Andina I, p. 185.
4. Diplostephium cyparissias, Wedd. Chloris Andina I, p. 203.
5. Diplostephium Meyenii, Wedd. l. c. No. 5.
6. Diplostephium rupestre, Wedd. l. c. No. 16.
7. Erigeron limnophila, Schultz Bip. (E. frigidum Wedd.).
8. Conyza myosotifolia, H.B.K. nov. gen. am. 4, p. 69.
9. Conyza obtusa, H.B.K. nov. gen. am. 4, p. 71.
10. Baccharis prunifolia, H.B.K. nov. gen. am. 4, p. 63.
11. Baccharis resinosa, H.B.K. nov. gen. am. 4, p. 52.

Tribus III: *Inuloideae:*

12. Tessaria legitima, DC. Prodr. V. p. 456. No. 1.
13. Gnaphalium evacoides, Schultz Bip. (Merope Schultzii. Wedd. Chlor. Andina I, p. 160.)
14. Gnaphalium roseum, H.B.K. nov. gen. am. 4, p. 81.

Tribus IV: *Helianthoideae:*

15. Espeletia corymbosa, Humb. et Bonpl. Pl. aequinoct. Vol. 2, p. 11. tab. 72.
16. Espeletia Funckii, Schulz Bip. Weddell, Chloris Andina I, p. 64. No. 4.
17. Espeletia Schultzii, Wedd. l. c. p. 63. No. 4.
18. Espeletia grandiflora. (Bestimmung zweifelhaft, vergl. Taf. X.)
19. Jaegeria hirta, Less. syn. 223, DC. Prod. V, p. 544, No. 3.
20. Gymnolomia Goebelii, n. sp. Klatt. Dense cano-pubescens, caulibus opposite-ramosis, ramulis nodosis remote foliosis axillari ramulosis 1 ad tricephalis, foliis petiolatis oppositis lanceolatis curvato-acuminatis margine involutis trinervatis reticulato-venosisque, pedunculis gracilibus bracteatis, involucri-campanulati squamis triserialis lanceolatis unicostatis, paleis receptaculi scariosis rectis complicatis corollae-subfastigiatibus et achaenia pilosa calva amplectentibus, ligulis 16—20 lineariibus apice bidentatis trinervatis subtus dense pilosis.

Hab: Declivibus siccis apud oppidulum Muruchies*), leg. Dr. Goebel.

Rami floriferi ascendentes et erecti 30 cm alti basi glabri. Folia opposita petiolata 2 cm longa 4 mm lata basi cuneata crassiuscula. Foliis axillaribus minoribus. Pedunculi 8—10 cm longi. Capitula 1 cm lata. Involucri squamae exterioribus 4 mm longae 1 mm latae. Ligulae 1 cm longae $1^1/_2$ mm latae. Corollae disci extus pilosae basi nodoso-annulari- incrassatae.

*) Ausserhalb der Paramoregion!

Tribus V: *Senecionideae:*

21. Liabum uniflorum, Benth et Hook. Gen. Plant. II, p. 436, No. 9.
22. Culcitium adscendens, Benth. Pl. Hartw. 205; Weddell. Chloris Andina I, p. 137.
23. Culcitium canescens, Humb. et Bonpl. Pl. aequinoct. II, t. 67; Wedd. l. c. No. 2.
24. Culcitium nivale, H.B.K. Wedd. l. c. p. 139, No. 5.
25. Culcitium rufescens, Humb. et Bonpl. Pl. aequinoct. II, t. 66. Wedd. l. c. No. 1.
26. Senecio formosus, H.B.K. nov. gen. am. 4, p. 177.
27. Senecio nevadensis, Weddell. Chloris And. Vol. I, p. 97, No. 18.
28. Werneria pumila, H.B.K. nov. gen. am. 4, p. 191.

2) Die oben angeführten kurzen Bemerkungen über die Bedeutung der Transpirationsverminderung für Salzpflanzen, beziehen sich auf Untersuchungen, die, vor längerer Zeit ausgeführt, auch in meinen Vorlesungen etc. mitgeteilt wurden. Sie erhalten ihre Bestätigung durch Schimpers*) neuerdings erschienene Veröffentlichung über die Strandgewächse der malayischen Flora. Schimper hat dort speziell auch nachgewiesen, dass konzentriertere Salzlösungen in den grünen Zellen die Assimilation verhindern, und dass also auch aus diesem Grunde Schutzmittel gegen Transpiration für Halophyten eine Lebensbedingung sind.

3) Lysipomia (so muss, wie Herr Dr. Stapf mich aufmerksam zu machen die Güte hatte, der Gattungsnamen lauten, nicht wie er gewöhnlich geschrieben wird Lysipoma) lycopodioides Goebel. Pflänzchen von aufrechtem Wuchs (grösste gefundene Exemplare etwas mehr als 4 cm hoch), im Habitus an Lycopodium Selago erinnernd, einfach oder wiederholt gabelig verzweigt. Blätter dicht gedrängt einfach, mit breiter Basis sitzend ca. 4 mm lang, unten (im Maximum) 2 mm breit, nach oben zugespitzt, einnervig, etwas fleischig, nach dem Abfallen breitgezogene Narben hinterlassend. Die Blüten stehen im Kranze um die unentwickelte Stammknospe herum, wobei die weisslichen Blumenkronen über die umgebenden Blätter gerade noch hervorragen. Das häutige Deckblatt der Blüte ist kürzer als diese. Kelchblätter etwas fleischig, zugespitzt. Blumenkrone ausgesprochen dorsiventral (zygogomorph). Drei kleinere und zwei viel grössere Zipfel je unter sich von annähernd gleicher Grösse, Durchmesser der Blüte von einem Ende der grösseren Zipfel zum andern 4 mm, zwischen den beiden letzteren ein Einschnitt in der Blumenkrone. Die dunkle Staubblattsäule kehrt ihre konvexe Seite diesem Einschnitt zu. Fruchtknoten von dem für die Gattung charakteristischen Bau (einfächerig mit einseitiger Placenta) reife Früchte kamen nicht zur Beobachtung.

Die Pflanzen wachsen einzeln an feuchten Stellen der Paramos der Kordillere von Merida, z. B. Paramo zwischen Culata und Escagui, wo ich die Pflanze im Oktober 1890 blühend sammelte.

*) A. F. W. Schimper, Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration besonders in der Flora Javas, Sitzungsber. der Königl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1890, pag. 1045 ff.

V.

INSEKTIVOREN.

Kaum ein anderes Gebiet der Botanik hat in neuerer Zeit die Aufmerksamkeit weiterer Kreise auf sich gezogen, als die sogenannten „insektenfressenden Pflanzen", namentlich geschah dies durch Darwins*) umfangreiches Werk, welches Veranlassung zu zahlreichen Darstellungen gab. Indes handelt es sich hier keineswegs um eine Entdeckung der Neuzeit, wie die folgenden Angaben, (welche nicht beanspruchen, eine geschichtliche Entwicklung des Gegenstandes zu geben), zeigen werden; es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, dass es sich dabei nicht um beliebige insektenfangende Pflanzen handelt, sondern um solche, bei denen die Körper der gefangenen Tiere zur Ernährung der Pflanze beitragen.

Wohl die älteste Schilderung einer derartigen Pflanze ist in einem Briefe enthalten, welchen John Ellis an Linné sandte**) (d. d. London, 23. Sept. 1769). Er sagt (a. O. pag. VIII): „Die Pflanze hingegen, von welcher ich Ihnen hierbei eine genaue Abbildung, nebst einigen getrockneten Blättern und Blumen überreiche, giebt zu erkennen, dass die Natur vielleicht einiges Absehen auf ihre Ernährung, bei der Bildung ihrer Blätter, gehabt haben möge. Der obere Teil derselben stellet ein Werkzeug zum Fange einer Art Nahrungsmittel vor, auf dessen Mitte die Lockspeise für das unglückliche, zum Raube ausersehene Insekt lieget. Viele kleine rote Drüsen, die die obere Fläche des Blattes bedecken, und einen vielleicht süssen Saft ausschwitzen, locken das Tierchen, an demselben zu kosten; in dem Augenblicke, da dessen Füsse diese zarten Teile berühren, werden die zween Lappen des Blattes durch den Reiz in Bewegung gesetzt, schlagen einwärts zu-

*) Charles Darwin, insectivorous plants, London, John Murray, 1875. Deutsche Übersetzung von Carus, Stuttgart, 1876.

**) Cfr. Beschreibung der Dionaea muscipula, einer neuentdeckten, merkwürdigen, empfindlichen Pflanze, in einem Schreiben an den Herrn Archiater und Ritter von Linné von Herrn Johann Ellis. Aus dem Englischen übersetzt und herausgegeben von D. Johann Christian Daniel Schreber. Mit einem illuminierten Kupfer. Erlangen, 1771.

sammen, fassen das Tierchen, legen die Stacheln am Rande ineinander, und drücken das Tierchen tot.“ Der Übersetzer, Schreber, meint freilich (a. a. O. pag. 5): „Unglaublich aber scheint, was darin gemutmasst wird, dass die Pflanze von den zwischen ihren Blättern zerdrückten Insekten einige Nahrung ziehe, wie denn die ganze Absicht der Natur bei der so besonderen Bildung der Blätter annoch unentdeckt zu sein scheinet“ — ein Einwurf, dessen Berechtigung nicht in Abrede gestellt werden kann, denn von einer Aufnahme der Körpersubstanz der Insekten giebt Ellis nichts an, und seine Behauptung, dass das gefangene Insekt von den Randstacheln des Dionaeablattes tot gedrückt werde, ist ebensowenig richtig als die, dass die drei auf jeder Blatthälfte befindlichen Borsten dem Befreiungsbestreben des Tieres ein Ende machen. Ergänzt und berichtigt wurden seine Beobachtungen 1834 durch Rev. Dr. M. A. Curtis*), er sah, dass künstlich befreite Fliegen und Spinnen „sped away as fast as fear or joy could hasten them“. Besonders wichtig aber ist seine Beobachtung, dass die gefangenen Insekten („at times“!) in eine von dem Dionaeablatte ausgeschiedene Flüssigkeit von schleimiger Konsistenz eingehüllt werden „which seems to act as a solvent, the insects being more or less consumed in it“, eine Beobachtung, die später namentlich von Canby**) bestätigt und weiter ausgebaut wurde es soll unten auf dieselben zurückgekommen werden. Zunächst sei auf die Zeit nach Ellis' Brief über Dionaea zurückgegriffen.

Kurze Zeit nachher wies der Bremenser Arzt Dr. A. W. Roth***) nach, dass zwei einheimische Drosera-Arten, Dr. rotundifolia und longifolia ebenfalls merkwürdige Reizbewegungen ausführen, welche zum Fange von Insekten führen. „Es ist gewiss, dass wir nicht mit Gewissheit entscheiden können, was der weise Schöpfer für Absichten gehabt habe, dass er diesen Pflanzen einen besonderen Bau und reizbare Eigenschaften gab; indessen glaube ich doch, dass man nicht mit Unrecht annehmen könnte, dass der Bau und die Eigenschaften dieser Pflanzen dahin abzielen, um dadurch ihre Nahrung zur Er-

*) Journal of the Boston Society of natural history, vol. I, 1834 (cfr. Asa Gray, Darwiniana, pag. 292).

**) In Meehans Gardeners monthly, August 1868.

***) Von der Reizbarkeit des sogen. Sonnentaus von Dr. Albr. Wilh. Roth, Beiträge zur Botanik, I, 1782. — Da diese Schrift mir nicht zugänglich war, führe ich das Obige an nach Cramer, Über die insektenfressenden Pflanzen. Vortrag, Zürich, 1877.

haltung und Fortpflanzung ihrer Arten zu erhalten. Wir können ja nicht entscheiden, ob diese Pflanzen nicht vielleicht vor anderen es besonders nach ihrem Bau bedürfen, tierische Säfte zu ihrer Nahrung und Erhaltung zu haben."

Bei Besprechung der nordamerikanischen Wiesenflora, erwähnt sodann Bartram*) auch die Sarracenien. „Die hohlen Blätter gleichen dem Horn des Überflusses. Ein Blatt kann beinahe ein Nösel Wasser enthalten. (Folgt eine haltlose Hypothese über die Bedeutung des „Deckels" oder Anhanges.) — Die kurzen, steifen Haare, welche alle niederwärts fallen und die verdickten Dünste in die Fasern leiten, halten auch die mannigfaltigen Insekten ab, welche gefangen werden und nicht wieder zurück können, wenn sie sich anlocken lassen, die honigfliessende Feuchtigkeit aus der inneren Oberfläche der Röhre einzusaugen. Dieses verborgene Wasser trägt ohne Zweifel zum Unterhalt und zur Erquickung der Pflanze bei; vielleicht ist es gleichsam zu einem Behälter auf den Fall einer langen anhaltenden Trocknis oder für andere Zufälle bestimmt, da diese Pflanzen von Natur in niedrigen Savannen wachsen, welche Überschwemmungen von Regenwasser ausgesetzt sind. . . . Ob aber die in ihren Blättern gefangenen Insekten, welche sich in dem Fluidum auflösen und damit vermischen, zur Nahrung oder zum Unterhalte dieser Pflanzenarten dienen, ist noch zweifelhaft. Alle Sarracenien sind übrigens Insektenfänger, und so ist es auch mit dem rundblättrigen Sonnentau (Drosera rotundifolia).

„Aber bewundernswürdig sind die Eigenschaften der ausserordentlichen Dionaea muscipula, eines erstaunlichen Naturproduktes. Ihre fleischfarbigen, sich ausbreitenden Lappen sind, wie auf den Sprung, bereit, unvorsichtige, getäuschte Insekten zu fangen! Eins der Blätter schliesst jetzt die sich sträubende Fliege ein; ein anderes hat einen Wurm erhascht und hält, was es hat, fest, so dass seine Beute ihm niemals entkommen kann! Hier haben wir eine fleischfressende Pflanze**)! Können wir nun noch einen Augenblick Bedenken tragen, zu gestehen, dass Pflanzen mit einigen Sinneskräften oder Eigen-

*) William Bartrams Reisen durch Nord- und Südkarolina, Georgien, Ost- und Westflorida etc. Übers. von Zimmermann, Berlin, 1793, pag. XV ff. Das Original (Travels through North- and South-Carolina, Georgia, East- and West-Florida etc., by William Bartram. Philadelphia, 1791; reprinted London 1792) ist mir nicht zugänglich.

**) Dies ist wohl die erste Anwendung des Wortes.

schaften von eben der Art begabt sind, wie die, welche die animalische Natur zu ihrer Würde erheben? Sie sind organische, lebende, sich selbst bewegende Körper, denn wir sehen an dieser Pflanze Bewegung und Willen.“

So sehen wir also schon im 18. Jahrhundert eine Anzahl von Pflanzen, wenigstens vermutungsweise, als „insektivor“ bezeichnet, nämlich Drosera, Dionaea, Sarracenia. Die weiteren Veröffentlichungen über dieselben können wir hier übergehen, um so mehr, als dieselben unten teilweise zu erwähnen sein werden, um uns zu den anderen, später als insektivor erkannten resp. vermuteten Pflanzen zu wenden. Eine der merkwürdigsten hierher gehörigen Formen ist die Gattung Nepenthes. Für diese hat Korthals*) gleichfalls schon vor Jahren darauf hingewiesen, dass der Insektenfang der Kannen für die Pflanze von Vorteil sei. Er schildert, wie er 1835 in den sumpfigen Wäldern von Sumatras Westküste Nepenthes ampullaria antraf, eine Kletterpflanze von ansehnlicher Länge, welche bis in die Krone der grossen, gelbe Blüten tragende Capelliabäume und der Nibong- und Rendapalmen emporklimmt. „Sowohl an dem Fuss, als längs des blattlosen Stammes hingen zahlreiche Gruppen eiförmiger, mit purpurnen Flecken versehener Becher. Sie verzierten den Stengel und trugen ausserdem das Ihrige dazu bei, um die Ernährung der schnellwachsenden Pflanzen zu fördern. Die letztere Ansicht beruht auf der Erfahrung, dass Pflanzen, deren Stengel ich abgeschnitten, und deren Becher ich mit Wasser gefüllt hatte, während einiger Tage nicht verwelkten, und dass ich das Kupfer einer in einige Becher geworfenen Auflösung später in dem Stiele wieder fand. Hierdurch ist die aufnehmende Thätigkeit der Innenfläche der Becher hinreichend bewiesen. Bedenkt man ferner, dass durch die Auflösung der in der Becherflüssigkeit ertrunkenen Insekten ein für das Pflanzenwachstum sehr förderlicher Düngstoff gebildet wird, dann gewinnt diese Vermutung sehr an Wahrscheinlichkeit.“

Neueren Datums sind die Angaben über den Insektenfang bei den Lentibularieen und Aldrovandia. Die Reizbarkeit der Blätter der letztgenannten Pflanze (analog derjenigen von Dionaea) wurde von Augé de Lassus**), dann von B. Stein aufgefunden; 1868 be-

*) Korthals, Nepenthes; in Verhandelingen over de natuurlijke Geschiedenis der Nederlandsche overzeesche Bezittingen, Leiden 1839—1842.

**) Bulletin de la société botanique de France, 1861, VIII, pag. 522 (Citat nach Drude).

richtete Holland, in den Schläuchen von Utricularia häufig Wasserinsekten gefunden zu haben, die Vermutung aussprechend, sie möchten der Pflanze als Nahrung dienen (Cramer a. a. O. pag. 6); eine eingehendere Untersuchung über Aldrovandia und Utricularia veröffentlichte Cohn*). Hookers bekannte Rede**), und Darwins Buch lenkten die allgemeine Aufmerksamkeit auf den Gegenstand. In letzterem Werke wurde Pinguicula in die Insektivoren eingereiht.

In der folgenden Darstellung handelt es sich zunächst um die morphologischen Thatsachen, die an und für sich schon merkwürdig genug sind; zum Schlusse erst soll eine vergleichende Darstellung der Funktion der geschilderten Organe gegeben und die Frage nach der Bedeutung der Einrichtungen erörtert werden. Dabei entspricht es dem Plane des vorliegenden Buches, die Schilderung nach den betreffenden Familien zu geben, während von rein biologischem Gesichtspunkt aus auch eine andere Einteilung möglich wäre, bei welcher z. B. die Schlauchblätter von Genlisea mit denen von Sarracenia zusammen behandelt würden.

I. Gestaltungsverhältnisse der Insektivoren.

A. Droseraceen.

Die Familie der Droseraceen weist eine Anzahl von Formen mit auffallend verschiedener Blattbildung auf, inwieweit dieselben noch eine Gemeinsamkeit des Blattbaues erkennen lassen, soll unten erörtert werden. Zunächst sei nur hervorgehoben, dass es sich um perennierende Pflanzen handelt, von denen nur zwei Gattungen (Roridula und Drosophyllum) einen strauchigen Habitus besitzen und die meisten mit Blattrosetten ausgestattet sind. Es lassen sich deutlich zwei Gruppen unterscheiden, den Typus der einen stellt unsere einheimische Drosera dar, den der andern Dionaea. Zu letzterer Gruppe

*) Cohn, Über die Funktion der Blasen von Aldrovanda und Utricularia (Beiträge zur Biologie, III. Heft, 1875, pag. 71).

**) Hooker, carnivorous plants, address to the department of Zoology and Botany of the British association, Belfast, August 21th, 1874.

gehört ausserdem nur noch die merkwürdige Wasserpflanze Aldrovandia, erstere umfasst mehrere einander nahestehende Gattungen, ausser Drosera noch Roridula, Byblis und Drosophyllum. Das unterscheidende Merkmal liegt vor allem darin, dass die Blätter dieser Gruppe „Tentakeln“ besitzen: gestielte, von einem Tracheidenstrang durchzogene Drüsen, welche auf ihrem oberen Ende eine klebrige, zähflüssige Substanz abscheiden, welche Insekten festhält, und nach den bis jetzt herrschenden Anschauungen auch verdaut. Der Bau dieser Tentakeln ist in allen untersuchten Fällen ein sehr übereinstimmender, er mag an der Hand der Abbildungen auf Taf. XXIII hier kurz erläutert werden*). Fig. 4 auf dieser Tafel stellt einen Längsschnitt durch eine gestielte Drüse von Drosophyllum lusitanicum dar. Dieselbe endigt in einer nur schwach konvex gebogenen Scheibe, welche aus zwei Zelllagen besteht und die secernierende Fläche darstellt, sie ist mit einem grossen Tropfen klebriger Substanz bedeckt. Unter der secernierenden Scheibe befindet sich eine Zelllage, welche als Mittelschicht bezeichnet werden soll, sie ist dadurch ausgezeichnet, dass die Längswände der Zellen stark cutikularisiert sind. Dies Gebilde, secernierende Fläche mit Mittelschicht, stellt die eigentliche Drüse dar, der Stiel derselben, welcher von einem oben flächenförmig sich verbreiternden Tracheidenstrang durchzogen wird, ist nichts als eine Wucherung des Blattgewebes. Dies wird besonders deutlich, wenn wir damit die sitzenden Drüsen von Drosophyllum vergleichen, wie sie auf der Blattfläche gleichfalls in grosser Zahl vorkommen. Dieselben sind, vom Fehlen des Stieles abgesehen, ganz ebenso gebaut, wie die gestielten, vgl. Fig. 3, nur dass die secernierende Fläche eine etwas andere Gestalt hat, ausserdem sind auch diese sitzenden Drüsen durch einen, unterhalb der Drüse erweiterten Tracheidenstrang (*t*, *t*) mit einem Gefässbündelaste des Blattes in Verbindung. Fig. 2 zeigt uns eine Mittelform zwischen beiden Drüsen, die noch deutlicher zeigt, dass in der That der Drüsenstiel nur eine Wucherung des Blattgewebes darstellt, dem die eigentliche Drüse aufsitzt.

Ganz ebenso wie die gestielten Drosophyllum-Drüsen sind nun im Grunde die so oft untersuchten Tentakeln von Drosera gebaut*),

*) Die Funktion der Drüse wird erst unten besprochen werden, hier handelt es sich nur um den Bau, der selbst in neueren Werken zuweilen unrichtig wiedergegeben ist, so z. B. von Drude, Schenks Handbuch, I, pag. 24 Fig. 2.

nur ist die Drüse hier stark konvex gewölbt, die Mittelschicht infolgedessen glockenförmig und die Tracheidenausbreitung anders geformt.

Die randständigen Tentakeln mancher Drosera-Arten (vgl. z. B. die Keimpflanze von Drosera capensis) (Taf. XVII, Fig. 6) zeigen insofern einen etwas anderen Bau, als bei ihnen die Drüsen auf der Oberseite einer löffelförmigen Verbreiterung des Stieles sich befinden. Die Entwicklungsgeschichte dieser randständigen Tentakeln zeigt jedoch, dass sie ebenso angelegt werden, wie die flächenständigen, und dass die Lagenveränderung der Drüsen in der That eine im Verlauf der Entwicklung eintretende Verschiebung ist. Die randständigen Tentakeln sind bei den ersten Blättern der Keimpflanzen schon vorhanden, während dieselben flächenständige nur wenige — bei Drosera rotundifolia zuweilen nach Nitzschkes Angabe auch gar keine — haben. Es liegt auf der Hand, dass die Lage der randständigen Drüsen auf der Oberseite des Stieles geeignet ist, die Wirkung der Drüse auf ein Insekt, welches sich auf der Blattoberseite niederlässt, in höherem Masse zu sichern, als dies bei der gewöhnlichen Stellung der Fall wäre.

Die ungestielten Drüsen von Drosophyllum, welche, wie wir sahen, in ihrem Baue mit den Tentakeln ganz übereinstimmen, liefern uns nun zugleich den Übergang zu den Drüsen solcher Droseraceen, welche Tentakeln nicht besitzen. Es hat sich nämlich herausgestellt dass alle Droseraceen gleichgebaute Drüsen besitzen, und dass die Tentakeln nur einen Spezialfall darstellen. Betrachten wir z. B. den Durchschnitt durch eine „Digestionsdrüse“, wie sie auf der Oberseite des Blattes von Dionaea in grosser Menge vorkommen, so sehen wir ohne weiteres eine Übereinstimmung mit den Drüsen von Drosophyllum (vgl. die Dionaea-Drüse Taf. XXIII, Fig. 5). Es ist nur die Zahl der Zellen der Mittelschicht hier auf zwei reduziert (nur eine ist in der Figur sichtbar). Die secernierende Schicht hat ganz denselben Bau, und namentlich finden wir auch hier die starke Cutikularisierung sowohl der Aussenwände der Mittelschicht *m*, als der (hier nur in Einzahl vorhandenen) Längswände, eine Erscheinung, welche damit zusammenhängen dürfte, dass Wasser vom Blattgewebe nur nach der Sekretionsfläche hin hindurchtreten soll. Der Zuleitungsstrang von Tracheiden und die Verbindung mit dem Gefässbündelnetz des Blattes fehlt hier, entsprechend der Thatsache, dass die Dionaea-Drüsen keine fortdauernd secernierenden sind, wie die Tentakel-Drüsen von Drosera. Auch die auf dem Blatte von Aldrovandia (vgl. das Habitusbild

Taf. XXIII, Fig. 7 und die unten folgende Schilderung) befindlichen Drüsen (Taf. XXIII, Fig. 6) haben denselben Bau. Übrigens besitzen auch die mit Tentakeln ausgestatteten Droseraceen vielfach ausserdem noch Drüsen einfacherer Gestaltung, die aber gleichfalls den für die Familie charakteristischen Bau zeigen. Eine solche zeigt z. B. Fig. 1 auf Taf. XXIII. Es ist klar, dass diese Drüse mit dem Bau derjenigen von Dionaea übereinstimmt; zwar ist die Zahl der Zellen des Drüsenkopfes eine kleine, indes variiert dieselbe beträchtlich und manche Drüsen zeigen auch in der Zellenzahl eine Annäherung von Dionaea. Derartige Drüsen finden sich bei Drosera binata*) auf der Ober- und Unterseite des Blattes; die Tentakeln stehen wie bei den meisten Droseraceen nur auf der Oberseite; bei Drosophyllum dagegen stehen die gestielten sowohl als die ungestielten Drüsen auf der Blattunterseite. Ungestielte findet man nicht selten auch auf der Oberseite, gestielte nur ganz ausnahmsweise.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so finden wir bei allen untersuchten Droseraceen Drüsen von charakteristischem Bau, die wir bei einer hypothetischen Stammform als auf beiden Seiten des Blattes sitzend annehmen. Von hier aus fand eine Weiterentwicklung in der Weise statt, dass die Drüsen mit dem Gefässbündelsystem des Blattes in Verbindung gebracht und einzelne auf einer Wucherung des Blattgewebes emporgehoben wurden, wodurch die „Tentakeln“ entstanden. Meist traf dies die Drüsen der Blattober-, bei Drosophyllum diejenigen der Blattunterseite. Eine sekundäre Veränderung ist es, welche wir an den Randdrüsen mancher Arten antreffen, indem die Drüse auf die Oberseite des Tentakelstieles verschoben wird. Sonst unterscheiden sich die Randdrüsen von den mehr gegen die Mitte des Blattes hin stehenden, durch ihre grösseren Stiele und ihre (sehr auffallend z. B. bei Drosera binata) reichere Sekretion.

Auf die Bedeutung derselben wird später zurückzukommen sein, speziell auf die Rolle derselben bei der „Verdauung“. Hier ist nur noch hervorzuheben, dass die Drüsen der Tentakeln auch bei der Anlockung der Insekten offenbar eine Rolle spielen: die glitzernden Tropfen, mit denen das Blatt bedeckt ist, und die rote Farbe der Tentakeln müssen dasselbe für die Insekten auffallend machen.

---

*) Auch bei anderen Drosera-Arten kommen ähnliche Drüsen vor, z. B. bei Dr. spathulata, gelegentlich erhalten diese Drüsen auch einen kleinen Stiel, wodurch schon eine Annäherung an die Tentakelbildung gegeben ist.

Bezüglich des Festhaltens der Tiere, welche auf einem Blatte sich niedergelassen haben, sind bei den mit Tentakeln versehenen Droseraceen zwei Fälle zu unterscheiden: solche Blätter, welche vermöge der zahlreichen klebrigen Sekrettropfen einfach wie Leimstangen, wie sie in Bauernhäusern zum Fliegenfangen nicht selten verwendet werden, wirken, so diejenigen von Drosophyllum, und solche, bei denen ausserdem noch Reizbewegungen eintreten; bei den nicht mit Tentakeln versehenen Droseraceen, Dionaea und Aldrovandia kommen nur die Reizbewegungen in Betracht. Bei den tentakeltragenden Blättern führen entweder nur die Tentakeln Reizbewegungen aus, oder ausserdem auch die Blattfläche. So zeigt z. B. Fig. 5a und 5b auf Taf. XVII ein Blatt von Drosera longifolia in verschiedener Ansicht, welches eine grosse Fliege gefangen hat. Dabei haben sich nicht nur die Tentakeln über die Fliege her gebogen, sondern die ganze Blattfläche hat sich über die Fliege her gekrümmt, so dass fast alle Tentakeln der ganzen Blattoberfläche mit dem Insektenkörper in Berührung kommen. Auf die Tentakelbewegungen soll unten bei Besprechung der Verdauungserscheinungen zurückgekommen werden. Hier sei nur noch darauf aufmerksam gemacht, dass die Tentakeln vielfach so orientiert sind (z. B. bei Drosera lunulata Taf. XVII, Fig. 7a und 7b), dass auch ein auf die Unterseite des Blattes anfliegendes Insekt mit den Randtentakeln in Berührung kommen wird. Ist dies aber der Fall, so bleibt ein kleines Insekt an der Drüse kleben und wird durch die Krümmung des Tentakelstieles auf die Blattoberseite gebracht.

Die Blattform der Drosera-Arten ist bei den einzelnen Arten eine ziemlich verschiedene. Die meisten haben ungeteilte Blätter, die bei Dr. filiformis, graminifolia u. a. lang linear und ohne deutlich abgegrenzten Blattstiel sind, bei anderen ist ein Blattstiel dagegen entwickelt und es tritt dies am schärfsten hervor bei denjenigen Formen, welche schildförmige Blätter haben, wie z. B. Dr. peltata, lunulata u. a. (Taf. XVII, 7a u. 7b). Ich habe früher darauf hingewiesen*), dass schildförmige Blätter überall als abgeleitete, nachträglich entstandene Blattform zu betrachten sind, und dies spricht sich auch darin aus, dass die Keimpflanzen von Dr. peltata, welche ich bei Nuwara Eliya in Ceylon sammelte, nicht schildförmige Blätter besitzen, sondern

*) In der „Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane", Schenks Handbuch, III, 1.

solche von gewöhnlicher Form, ganz ähnlich denjenigen unserer Dr. rotundifolia. Die in Fig. 2 auf Taf. XVII abgebildete Keimpflanze von Drosera peltata zeigt Primärblätter, welche alle noch die gewöhnliche, nicht schildförmige Gestalt haben. Bei einigen Arten (Dr. binata) findet sich eine gabelige Verzweigung der Blattspreite, und solche Blätter, welche eine beträchtliche Länge erreichen, zeigen, wie schon erwähnt, ein Spitzenwachstum und demgemäss eine schneckenförmige Einrollung der Blattspreite.

Alle Drosera-Arten sind bezüglich ihres Vorkommens an „feuchte" Standorte gebunden, und demgemäss kommen unsere einheimischen Sonnentauarten meist in Sphagnum eingebettet vor. Dass es sich dabei aber viel weniger um Bodenfeuchtigkeit als um Luftfeuchtigkeit handelt, zeigt die Thatsache, dass Drosera in der Nähe der See auch im Dünensand wächst, während die verhältnismäsig kurzen Wurzeln derselben offenbar nicht im stande sind, zu den tieferen, feuchten Sandschichten zu gelangen; es ist hier dasselbe Verhältnis, auf welches ich bezüglich mancher Farne, z. B. des Polypod. vulgare schon früher (I. Teil, pag. 151) hinwies, und das auch für Drosophyllum gelten dürfte (s. u.). So auch dürfte es zu verstehen sein, dass Dros. graminifolia gefunden wurde „dans un endroit très-sec tout à fait à la cime de la montagne,"*) denn es ist ja bekannt, dass in den Bergregionen der Tropen die Luftfeuchtigkeit meist eine sehr beträchtliche ist. Auch Dr. peltata fand ich in der feuchten Bergregion Ceylons an Standorten, wo ihnen eine beträchtliche Bodenfeuchtigkeit wohl nicht zu Gebote stehen konnte.

Bei den meisten Drosera-Arten sind die Stengelinternodien sehr kurz, so dass die Blätter eine Rosette bilden, während sie bei andern, z. B. Dr. peltata, auch zerstreut stehen. Es beruht dies auf einer bei den einzelnen Arten nicht übereinstimmenden Beeinflussung des Längenwachstums der Internodien durch äussere Faktoren. Man kann sich leicht davon überzeugen, dass der Rosettenwuchs auf einer Hemmung des Längenwachstums durch äussere Faktoren beruht, denn wenn Drosera rotundifolia in dichtem Grase oder von Sphagnum überwuchert wächst, so sind die Blätter durch entwickelte Stengelinternodien auseinander gerückt, und dasselbe gilt für die Keimpflanzen: wenn die Samen in Sphagnum eingebettet sind, so werden gestreckte Internodien gebildet, bis die Oberfläche des Sphagnum-

*) A. de St. Hilaire, voyage etc. Rio, I, pag. 224.

polsters erreicht ist. Es ist offenbar hauptsächlich das Licht, welches diese Wachstumshemmung bewirkt, die in ganz ähnlicher Weise unten für Pinguicula anzuführen sein wird.

Die Fortpflanzung von Drosera geschieht zunächst durch Samen, welcher in reicher Zahl gebildet zu werden pflegt. Die Blätter der Keimpflanzen weichen von den Folgeblättern nur dadurch ab, dass sie beinahe nur randständige Tentakeln besitzen. Indes habe ich Blätter, die nur solche besassen (wie Nitzschke sie beschreibt und abbildet) nicht angetroffen, auch bei Drosera rotundifolia waren mindestens zwei flächenständige Tentakeln auf den Primärblättern vorhanden; Nitzschkes Ansicht, dass die Tentakeln ursprünglich umgewandelte Blattstrahlen*) seien, und als solche noch an den Keimpflanzen erscheinen, ist nach dem oben mitgeteilten irrig.

Ausser durch Samen vermehren sich unsere Drosera-Arten namentlich auch noch durch Adventivsprosse, welche auf der Blattfläche entstehen, wenn ein abgetrenntes Blatt in feuchtes Moos eingebettet wird. Auch können die einzelnen Pflanzen jahrelang fortleben, man findet im Herbst die Endknospe (welche durch den Blütenstand zur Seite gedrängt wird) aussen umgeben von dem Büschel abgestorbener Blätter, und zusammengesetzt aus Blättern, deren Spreite nach unten gekrümmt und so geschützt ist; die Tentakeln sind in der Knospenlage nach innen, über die Blattfläche hergebogen, wie dies auch bei dem unentfalteten Blatte der in Fig. 2, Taf. XVII abgebildeten Pflanze (oben rechts) der Fall ist. So stirbt also Drosera, wie viele andere Pflanzen, am hinteren Ende ab, während sie am vorderen weiter wächst.

Einige ausländische Arten besitzen unterirdische Knollen, die als Reservestoffbehälter und Ruheknospen dienen, während die oberirdischen Teile in der Ruheperiode verschwinden. Da über die Bildung dieser Knollen nichts bekannt ist, so wird es nicht ohne Interesse sein, wenn einige Beobachtungen über diejenigen von Dr. peltata hier mitgeteilt werden. Die im Oktober 1885 gesammelten Pflanzen zeigten nur wenige und kleine Wurzeln, dagegen an der Basis des Stämmchens eine Knolle, grösser als eine Gartenerbse. Bei genauerer

*) Es würde dann ein ähnlicher Fall vorliegen, wie bei einer „Varietät" von Ilex Aquifolium. Bekanntlich besitzen die Blätter dieser Pflanze randständige Stacheln. Bei der als var. ferox bekannten Form treten dieselben auch auf der Blattfläche auf.

Betrachtung sieht man noch Reste einer zweiten, mehr oder minder ausgesogenen Knolle (vergl. Fig .3 auf Taf. XVII links), so dass diese (mit Stärke vollgepfropften) Reservestoffbehälter sich ähnlich verhalten wie die Knolle unserer einheimischen Erdorchideen, die bekanntlich auch in der einen Vegetationsperiode gebildet und in der nächsten von dem aus ihr sich entwickelnden Spross ausgesogen werden. Die Droseraknollen sind aber keine Wurzel- sondern Sprossknollen, wie die Kartoffeln. Dies ergiebt sich aus dem Vorhandensein von Niederblättern an denselben, solche umhüllen die nach oben gekehrte Endknospe der neuen Knolle (*Ni n* Fig. 3, Taf. XXVII) und finden sich einzeln auch auf der Fläche der Knolle (*Ni a* der alten Knolle). Die Knolle ist eben nichts anderes, als — ebenso wie eine Kartoffel — die angeschwollene Spitze eines in den Boden eingedrungenen Ausläufers, dessen Ende scharf nach oben gekrümmt ist. Aus ihm entwickelt sich ein neuer Spross, der zunächst Niederblätter, dann Laubblätter hervorbringt. In der Achsel eines der untersten Niederblätter (*D.* Fig. 4, Taf. XVII) entsteht dann ein neuer knollenbildender Ausläufer. Dass Ausläufer (die auch hier offenbar am Ende zu einer kleinen Knolle anschwellen) frühe schon an der Keimpflanze entstehen, zeigt Fig. 2 auf Taf. XVII, hier hat sich in der Achsel des zweiten Laubblattes ein Ausläufer entwickelt, der in den Boden eingedrungen ist und einige Niederblätter gebildet hat.

Prinzipiell ist diese Art, die Ruheperiode durchzumachen, von der für unsere einheimischen Drosera-Arten geschilderten nicht verschieden. In beiden Fällen stirbt am Ende der Vegetationsperiode die Pflanze ab mit Ausnahme einer Knospe, die nur bei Dr. peltata (und den analog sich verhaltenden Arten) unter die Erde zurückgezogen wird, was mit der stärkeren Austrocknung des Standortes zusammenhängen dürfte; darauf deutet auch hin, dass die Knollenbildung namentlich bei australischen Drosera-Arten (Dr. gigantea, erythrorhiza, stolonifera, macrophylla etc. verbreitet zu sein scheint; welche Bewandtnis es mit dem merkwürdigen roten Farbstoff hat, der von den drei erstgenannten Arten angegeben wird*), werden spätere Untersuchungen festzustellen haben.

*) Vgl. Hooker, Icones planterum, vol. IV, bei Dr. stolonifera. Es wird dort vermutet, dass Droseraknollen es seien, von denen Dr. Milligan erzählt: „they may be considered the bread of the natives who live near the coast".

Drosophyllum lusitanicum ist bezüglich seines Vorkommens auf einen verhältnismässig kleinen Bezirk der iberischen Halbinsel beschränkt,*) als dessen Grenzen der 35. und 40. Grad nördlicher Breite und der 9. und 16. Grad östlicher Länge von Ferro angegeben werden. Es kommt dort auf trockenen, steinigen Hügeln, Heiden, im Dünensand etc. vor, in Gesellschaft von Ulex, Cistus, Lavandula und anderen Pflanzen. Dem entspricht, dass die Wurzeln gegen andauernde Durchnässung des Bodens sehr empfindlich sind und leicht faulen, ein Umstand, welcher bei der Kultur sehr zu berücksichtigen ist, geschieht dies, so gedeiht die Pflanze sehr üppig, wie dies z. B. bei den im Marburger Garten gezogenen Pflanzen der Fall ist, welche auch reichlich blühen und fruchten.

Drosophyllum ist ein niedriger Halbstrauch mit langen, linealen Blättern (Fig. 1, Taf. XVII), deren Drüsen oben schon beschrieben wurden. Dass dieselben ausgiebig Insekten fangen, geht schon daraus hervor, dass — wie erzählt wird — die Bauern in der Umgegend Oportos die Pflanzen büschelweise in den Wohnungen als „Leimstangen“ für die Fliegen aufhängen. Auch bei kultivierten Pflanzen findet ein ausgiebiger Fliegenfang statt. Als Beleg dafür diene die folgende Beobachtung über die Zahl der Insekten (teils frisch gefangene, teils in Resten erkennbare), welche eine kleine, ein Jahr alte Pflanze, welche in einem Glashause stand, dessen Thüren geöffnet waren, am 25. Juli gefangen hatte.

1.	Blatt**) (noch unentfaltet)	1	Bremse			104	Fliegen
2.	„	19	Fliegen	10.	Blatt (noch nicht ganz entfaltet)	2	„
3.	„ (Spitze verletzt)	23	„	11.	„	22	„
4.	„ (alt, abgestorben)	2	„	12.	„ (an der Spitze tot)	11	„
5.	„	5	„	13.	„	14	„
	(Einer grossen Schmeissfliege gelang es loszukommen.)			14.	„	17	„
6.	„	16	„	15.	„	11	„
7.	„ (alt, teilweise abgestorben)	9	„	16.	„	13	„
8.	„	17	„	17.	„	10	„
9.	„	12	„	18.	„	22	„
		104	Fliegen	19.	„	7	„
						233	Fliegen.

wobei die ganz kleinen, mit blossem Auge nicht leicht sichtbaren Fliegen noch nicht mitgezählt sind.

*) Darwin giebt (a. a. O. pag. 300) auf die Autorität von Hooker hin an, dass Drosophyllum auch in Marokko vorkomme. Wenn ebendort gesagt wird, die Wurzeln seien sehr klein, so ist das für gesunde Pflanzen nicht richtig. Diese besitzen vielmehr ein wohlentwickeltes Wurzelsystem, von einer „Pfahlwurzel“ ausgehend.

**) Die Reihenfolge der Blätter entspricht nicht der Altersfolge, sondern ist eine beliebige.

Bei einer grösseren Pflanze mit zahlreicheren Blättern ist die Zahl der gefangenen Insekten — vor allem Fliegen — natürlich noch eine bedeutend grössere, und sie muss demnach im Verlaufe einer Vegetationsperiode eine sehr beträchtliche sein; wir können selbst für das verhältnismässig kleine obenerwähnte Exemplar wohl ohne Übertreibung annehmen, dass es in einer Vegetationsperiode etwa tausend Fliegen fängt und ihre zersetzte Körpersubstanz aufnimmt (darüber s. unten). Es ist klar, dass eine Ursache vorhanden sein muss, welche die Fliegen veranlasst, sich auf der klebrigen Blattfläche niederzulassen. Wie bei Drosera kommt hier zunächst in Betracht das Vorhandensein der zahlreichen, grossen, glitzernden Tropfen auf den gestielten Drüsen, die rote Farbe der Drüsenköpfe, die hier aber viel weniger auffallend als bei Drosera hervortritt, und — der merkwürdigerweise, wie es scheint, bisher nicht bemerkte — honigartige Geruch, welchen die Blätter besitzen. Ich konnte denselben bei den Pflanzen des Marburger Gartens sehr deutlich wahrnehmen, und schreibe ihm bei der Anlockung der Fliegen eine besondere Wichtigkeit zu. Ist eine Fliege mit den klebrigen Drüsen der Blattunterseite in Berührung gekommen, so ist sie gewöhnlich verloren. Sie verwickelt sich mit ihren Beinen und namentlich auch ihren Flügeln mit den zähen Schleimfäden, zu denen das Drüsensekret ausgezogen wird, und bei dem Versuch weiterzukommen, trifft das Tier stets nur auf neue Drüsen, deren klebrige Fäden es umstricken. Der Widerstand erlahmt auch bald, eine Bremse z. B. schien nach drei Minuten energischen Kampfes ganz betäubt, und war scheinbar tot, lebte aber noch nach einer Stunde (ob noch länger, wurde nicht untersucht, wenn ich mich recht erinnere, konnte in einem anderen Falle eine schon 24 Stunden angeklebte Fliege wieder zum Leben gebracht werden), wahrscheinlich erfolgt der Tod durch Ersticken, indem die Öffnungen der Tracheen etc. verklebt werden. Die ungestielten Drüsen scheiden im „ungereizten“ Zustand keine klebrige Flüssigkeit aus, oder doch jedenfalls nur in so unbedeutender Menge, dass sie beim Festhalten der Insekten nicht beteiligt sein können.

Dionaea muscipula ist eine in Lehr- und Handbüchern so vielfach beschriebene Pflanze, dass eine kurze Schilderung derselben hier genügt. Die Pflanze ist auf einen verhältnismässig kleinen Wohnort beschränkt; sie findet sich an feuchten Stellen (pine-barrens, feuchten Savannen) in Nord- und Süd-Karolina, namentlich aber in besonderer Menge in der Umgebung der Stadt Wilmington. Auf

einem kurzen Rhizom erhebt sich eine Blattrosette. Die Blätter sind an kräftigen, gesunden Exemplaren flach ausgebreitet und mit einem „geflügelten" Blattstiel versehen. Es ist dies eine Erscheinung, die in anderer Gestalt auch bei anderen Insektivoren wiederkehrt, die Thatsache nämlich, dass an dem Blatte eine Vergrösserung der assimilierenden Fläche auftritt, welche auf verschiedene Weise zu stande kommen kann. So bei Sarracenia durch den vertikalen Flügel des Schlauchblattes, bei Nepenthes durch die starke Entwicklung des Blattgrundes, während sie bei solchen Insektivoren, die ausserdem noch normal gestaltete Blätter haben, wie Cephalotus, Genlisea, Utricularia sich nicht findet. Es ist, als sollte für den der normalen Blattfunktion entzogenen Teil des Blattes Ersatz geschaffen werden durch anderweitige Entwicklung einer Blattfläche.

Schon die ersten Blätter der Dionaea-Keimpflanzen*) haben die für die späteren charakteristische Gestalt, nur sind sie natürlich viel kleiner.

Auf den geflügelten Teil des Blattstiels folgt ein kurzes ungeflügeltes Stück, welchem die Lamina aufsitzt. Anschaulich, wenngleich nicht ganz zutreffend, hat schon Curtis die Form derselben zwei an ihren Anheftungsstellen zusammengefügten Augenlidern verglichen.

Unrichtig ist dies Bild insofern, als nicht der ganze freie Rand jeder Blatthälfte mit den — den Augenwimpern verglichenen — steifen Randborsten besetzt ist, jede Blatthälfte ist vielmehr oben und unten abgestutzt, und hat so etwa die Gestalt eines Trapezes, dessen freie gebogene Aussenseite mit langen Borsten besetzt ist, die man teilweise als den Tentakeln von Drosera homolog hat betrachten wollen. Aus der oben gegebenen Darlegung geht aber hervor, dass sie das nicht sind, und dass die Tentakeln überhaupt aus zwei, scharf von einander zu unterscheidenden Teilen bestehen, deren einer wichtigster, die Drüse, den Randborsten der Dionaea ganz fehlt.

Die beiden Blatthälften sind nicht flach ausgebreitet, sondern stehen unter einem spitzen Winkel von einander ab. Jede Blatthälfte zeigt schon dem blossen Auge zwei Zonen, eine schmale grüne Randzone, und eine mit rötlich gefärbten Punkten dicht besetzte. Letztere sind die „Digestionsdrüsen", deren Bau oben geschildert wurde. Sie

*) Dieselben (aus selbstgezogenem Samen hervorgegangen) standen mir nur in geringer Zahl zu Gebot.

sondern in ungereiztem Zustande kein Sekret ab, und finden sich in sehr grosser Zahl auf der Blattoberseite; auch, wenngleich nicht so häufig, in der grün bleibenden Randzone, wo sie aber bei den zahlreichen, von mir beobachteten kultivierten Exemplaren nie eine rote Färbung annahmen. Letztere unterbleibt bei kümmerlichen*) und zu schwach beleuchteten Pflanzen auch im übrigen Teil des Blattes. Auf der Blattunterseite, dem Blattstiel etc., finden sich „Sternhaare", welche wahrscheinlich nur als schützender Überzug für die jugendlichen Blattteile dienen (die Blattoberseite bedarf eines solchen Schutzes nicht, da die beiden Blatthälften in der Knospenlage dicht aneinander liegen). Sie sind hier deshalb zu erwähnen, weil auch sie nach dem oben erörterten Schema für die Droseraceen-Drüsenhaare gebaut sind, nur dass die oberste Zellschicht hier sternförmig ausgewachsen ist.

Ausserdem befinden sich auf jeder der zwei Blatthälften die berühmten drei Borsten (selten finden sich andere Zahlenverhältnisse), welche so angeordnet sind, dass sie ein Dreieck bilden, dessen Basis annähernd dem Blattrande gleichgerichtet verläuft. Bekanntlich genügt eine leichte Berührung einer der drei Borsten, um die beiden Blatthälften zusammenklappen zu lassen, wobei die Randborsten wie die Finger zweier gefalteten Hände ineinander greifen. Es ist aber durchaus unrichtig, wenn vielfach behauptet wird, in diesen Randborsten sei der Sitz der Reizbarkeit des Dionaeablattes lokalisiert. Es genügt eine nicht sehr starke Reibung eines festen Gegenstandes auf die Blattoberseite oder Blattunterseite, um ein momentanes Zusammenklappen der Blatthälften herbeizuführen, ebenso findet ein solches statt, wenn ein Schnitt in das Blatt gemacht oder dasselbe in Alkohol gesetzt wird. Auf die Einwirkung chemischer Substanzen kommen wir unten zurück, ebenso auf die nach dem Schliessen des Blattes erfolgenden Veränderungen. In der Natur dürfte der Vorgang allerdings der sein, dass Insekten, welche teils zufällig, teils durch die lebhafte Färbung der Blattoberseite angelockt, auf dieselbe sich begeben, an eine der sechs Borsten stossen, die so orientiert sind, dass ein über das Blatt gehendes Tier sie notwendig berühren muss, und dadurch die Reizbewegung auslösen. Besonders bemerkenswert ist, dass die sechs flächenständigen Borsten nahe ihrer

*) Einem solchen Kümmerling muss die von Drude wiedergegebene Abbildung (a. a. O., Fig. 4 auf pag. 129) entnommen sein.

Basis ein Gelenk besitzen, das ihnen gestattet, sich nach Schliessung des Blattes umzulegen, was um so notwendiger ist, als wenn z. B. ein kleines Tier gefangen ist, eine Annäherung der geschlossenen Blatthälften nach einiger Zeit erfolgt, so dass die Borsten, wenn sie das Gelenk nicht besässen, abbrechen oder einknicken würden. Der Bau dieses Gelenkes ist in den mir bekannten Abhandlungen über die Anatomie von Dionaea so durchaus ungenügend beschrieben, dass es nicht überflüssig sein wird, an der Hand der Fig. 12 schon jetzt auf denselben aufmerksam zu machen, im physiologischen Teile wird darauf zurückzukommen sein.

Die Borsten bestehen aus zwei Teilen, einem oberen und einem unteren. Ersterer, der bedeutend länger ist und zuweilen zwei Spitzen zeigt, besteht der Hauptsache nach aus langgestreckten, dickwandigen Zellen; ein Gefässbündel tritt in die Borste überhaupt nicht ein. Nach unten hin verbreitert sich dieser obere Teil der Borste, so dass der untere, viel kleinere Teil als Einschnürung erscheint. Beide Teile sind voneinander getrennt durch eine bis zwei Lagen tafelförmiger Zellen mit verkorkten Wänden. Einen eigentümlichen Bau weist das Gelenk auf. Hier befindet sich eine starke Einschnürung, gebildet durch eine Einfaltung der Zellenwand grosser äusserer Zellen. Die Wand dieser Zellen ist auffallend stark verdickt, während sie an der Falte dünner wird. Bei einer Biegung des Haares wird auf der konvexen Seite die Falte offenbar ausgezogen, während auf der konkaven die Ränder derselben einander berühren werden. Innen finden sich einige schmale Zellen mit verkorkten Längswänden, in einem Falle sah ich dort auch zwei Tracheiden. Dass diese Struktur mit der Reizbarkeit des Blattes in Beziehung steht, ist wahrscheinlich. Es wird daher im physiologischen Teile auf dieselbe zurückzukommen sein, hier genügt eine kurze Hervorhebung der gröberen Strukturverhältnisse.

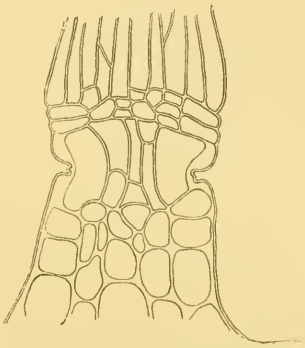


Fig. 12. Längsdurchschnitt durch die Gelenkstelle einer Blattborste von Dionaea muscipula.

Die einzige Wasserpflanze unter allen Droseraceen ist Aldrovandia vesiculosa; entsprechend ihrer Lebensweise zeigt die Pflanze auch charakteristische Abweichungen von den Gestaltungsverhältnissen

der Landpflanzen, vor allem ist sie wurzellos wie Utricularia. Der Embryo von Aldrovandia soll allerdings eine bei der Keimung nur wenig sich weiter entwickelnde Wurzelanlage besitzen, indes ist aus den Angaben von Korzchinski*) nicht zu ersehen, wie diese Wurzel gebaut ist, ob sie eine Wurzelhaube besitzt u. s. w. Jedenfalls dürfte die „Wurzel“ hauptsächlich aus dem hypokotylen Gliede bestehen und biologisch keine Rolle spielen.

Aldrovandia kommt vor an einigen Stellen in Europa, z. B. in der Bodenseegegend, Tirol, Schlesien, Oberitalien, Südfrankreich, Stellen, an die sie wahrscheinlich aus Ostindien verschleppt ist.

Die in Wirtel gestellten Blätter erreichen eine Länge von 7—11 mm und sind denen von Dionaea muscipula sehr ähnlich gebaut. Sie bestehen aus einem unteren Teil, den wir als den Blattstiel bezeichnen wollen, der aber flach und an seinem oberen Ende mit einigen borstenförmigen Anhängen versehen ist, und aus der Blattspreite. Letztere trifft man bei uns meist in zusammengefaltetem Zustande an, wodurch dann die blasenähnliche Gestalt entsteht, welche der Pflanze ihren Namen gegeben hat. In der That schliesst das zusammengefaltete Blatt eine Höhlung ein, welche durch die nach aussen gewölbte Blattfläche gebildet wird, indes wird dazu nur ein Teil der Blattfläche, etwa die Hälfte derselben, verwendet (die in Fig. 7 auf Taf. XXIII). etwas dunkler gehaltene mittlere Partie), der übrige Teil des Blattes bildet, indem die beiden Hälften sich flach aufeinanderlegen, den Verschluss (vgl. den Querschnitt Fig. 8, Taf. XXIII). Dieser ist dadurch verstärkt, dass die Blatträndер nach innen gebogen sind und am Rande einzellige, nach innen gerichtete Borstenhaare tragen, ein Tier, welches sich etwa bis zum Rande der geschlossenen „Blase“ durchgearbeitet hätte, müsste also erst die eingeschlagenen Blatträndер und die Haare nach aussen biegen. Die Blattfläche ist, wie zuerst Augé de Lassus**), dann Stein gefunden haben, für Berührung reizbar. Stein fand, dass bei hoher Temperatur (27—30°) die Blätter nicht längs des Mittelnerven zusammengefaltet, sondern geöffnet, aber nicht vollständig ausgebreitet***), sind, das Zusammenklappen der Blattfläche

---

*) Korzchinski, Über die Samen von Aldrovandia, Bot. Centralblatt XXVII. Bd., pag. 334.

**) Vgl. Anm. auf S. 58.

***) Das in der Fig. 7, Taf. XXIII gezeichnete Blatt ist künstlich flach ausgebreitet.

erfolgt, wenn die Blattinnenfläche berührt wird. Aus der Nähe des Bodensees stammende Exemplare fand ich schon im Wasser von 15 ° C. sehr gut reizbar.

Was zunächst die Morphologie des Blattes anbelangt, so erscheint es ziemlich belanglos, ob man dasselbe als ein einfaches oder ein gefiedertes bezeichnen will, da zwischen Blattfiedern (was in diesem Falle die Borsten wären) und anderen seitlichen Ausgliederungen der Laubblätter eine Grenze sich überhaupt nicht ziehen lässt; die bei der Keimung zuerst auftretenden Primärblätter scheinen einfach borstenförmig zu sein, ob zwischen ihnen und den gewöhnlichen Blättern sich Übergänge finden, ist nicht bekannt. Interessant ist, dass an dem Tragblatte der Blüte, sowie einigen benachbarten Blättern desselben Blattquirls, und einigen des nächst darunter stehenden Quirls auf der Seite des Stammes, auf welchem die Blüte steht, die Blattspreite verkümmert, der Blattstiel dagegen eine grössere Anzahl seitlicher Borsten (6—8) entwickelt. Offenbar liegt hier eine Korrelationserscheinung vor, welche aber im einzelnen noch genauerer Untersuchung bedarf.

Von der Lebensweise der Pflanze sei angeführt, dass sie horizontal im Wasser schwimmt, dicht unter der Wasserfläche. Am hinteren Ende stirbt die Pflanze ab, die abgestorbenen Teile lösen sich los und sinken unter. Wie andere Wasserpflanzen überwintert auch Aldrovandia dadurch, dass die Endknospen der Sprosse im Herbst in einen Ruhezustand übergehen. Seybold*) giebt an, dass die etwa erbsengrossen Winterknospen zu Boden sinken, noch im April lagen sie auf dem Grunde, später steigen sie (offenbar infolge der Bildung lufthaltiger Intercellularräume) wieder an den Wasserspiegel. Indes scheint diese Bildung keine allgemeine zu sein, und unterbleibt an wärmeren Standorten wahrscheinlich ganz, eine Thatsache, die deshalb Beachtung verdient, weil sie uns ein Beispiel von einem direkt durch äussere Einflüsse eintretenden Ruhezustand einer höheren Pflanze darbieten würde. Der eben angeführte Beobachter giebt von einem anderen Standorte (einem Sumpfe bei Salurn) an: „Bemerkenswert war hier der Umstand, dass nur wenige Exemplare sich im Winter auf die oben beschriebenen kleinen Knospen verkürzt zu haben scheinen, sondern die grosse Mehrzahl hatte (— Anfang Mai —) obwohl, mit Ausnahme des obersten grünen Endes, am unteren Ende

*) Flora 1852, pag. 403.

vergelbt und sich zersetzend, die ganze Grösse ihrer sommerlichen Gestalt. Die kugeligen Knospen traf ich ausserhalb des, wie es scheint, vor Unbill des Winters schützenden Phragmites und auch spärlich in kleineren mit Hydrocharis, Ceratophyllum und anderen Wasserpflanzen gefüllten Gräben.“ Ob darnach etwa ein Einfluss des Lichtes, der Wärme oder anderer äusserer Faktoren vorliegt, muss durch weitere Untersuchungen festgestellt werden. Kultivierte Pflanzen eignen sich dazu nicht, da dieselben vielfach nicht kräftig gedeihen.

Von den anatomischen Thatsachen kommen hier nur die mit der Blattfunktion im Zusammenhang stehenden in Betracht. Das Blatt ist sehr einfach gebaut, Gefässe sind in dem reduzierten Leitbündel überhaupt nicht vorhanden, und die Blattfläche besteht in ihrem dickeren, die „Blase“ bildenden Teile nur aus drei Zellschichten. An diesem Teile finden sich zweierlei Haare: einmal solche, welche in ihrem Baue ganz den „Digestionsdrüsen von Dionaea entsprechen (Fig. 6, Taf. XXIII) und einer weiteren Schilderung hier nicht bedürfen, und ferner lang borstenförmige. Diese stimmen mit den Borsten auf der Blattfläche von Dionaea überein, abgesehen von ihrem zarteren Bau. Vor allem besitzen auch sie ein „Gelenk“, welches aber viel einfacher gebaut ist, als bei Dionaea, d. h. statt der langgestreckten Zellen findet sich an einer Stelle eine Anzahl viel kürzerer und vor allem viel dünnwandigerer Zellen vor.

Ausserdem finden sich auf der dünneren Stelle der Blattoberseite noch vierarmige, sonst den Digestionsdrüsen analog gebaute Haare vor, von denen wohl anzunehmen ist, dass sie Schleim absondern, und so ähnlich wie die Schleimhaare von Utricularia kleine Tiere zum Betreten der Blattfläche veranlassen (s. unten), ebenfalls Schleimhaare scheinen mir die zweiarmigen, auf der Aussenseite der Blätter, am Stamme, und auf der Blattoberseite nahe dem Rande vorkommenden zweiarmigen Haare zu sein; auf die Bedeutung der Schleimbildung für Wasserpflanzen wird in dem diese behandelnden Kapitel zurückzukommen sein. So ist also Aldrovandia im wesentlichen, was den Blattbau anbelangt, nichts als eine im Wasser lebende und dementsprechend vereinfachte Dionaea.

B. Sarracenieen.

Die Familie der Sarracenieen umfasst derzeit drei Gattungen, welche alle Amerika angehören. Davon ist die umfangreichste die Gattung Sarracenia selbst, von welcher in den systematischen Werken*) acht, im östlichen Amerika wachsende Arten beschrieben werden; sechs derselben konnte ich in lebenden Exemplaren beobachten. Darlingtonia, eine in den Bergen Kaliforniens wachsende Art, ist nur in einer Art bekannt, ebenso Heliamphora, die bis jetzt nur in dem pflanzengeographisch so interessanten Roraimagebirge von Schomburgk und Im Thurn gesammelt wurde. Da die Flora der zwischen Guiana und Brasilien liegenden Sandsteingebirge noch sehr wenig bekannt ist, so ist es wohl möglich, dass Heliamphora auch an anderen Orten noch gefunden werden wird.

Alle Arten wachsen, soweit bekannt, an sumpfigen offenen Standorten mit reicher Bodenfeuchtigkeit und starker Besonnung. Sie besitzen ein kriechendes, dicht mit Blättern besetztes Rhizom, welches bei Darlingtonia und Heliamphora Ausläufer treibt; am Ende des Rhizoms stehen die Blätter rosettenartig zusammen.

Die Blattbildung der sämtlichen Formen stimmt zunächst darin überein, dass, abgesehen von den Kotyledonen, sämtliche Blätter als Schlauchblätter ausgebildet sind, was hier deshalb betont sein mag, weil in der Litteratur sich Abbildungen und Angaben finden, nach denen es scheinen könnte, als ob es Sarracenien mit zweierlei Blattformen, etwa wie Cephalotus gebe. Allerdings nämlich besitzen manche Arten zweierlei Blätter, so Sarr. Drummondi, und in besonders auffallendem Masse Sarr. flava. Ausser grossen Schlauchblättern finden sich hier viel kleinere, scheinbar nur aus einer vertikal gestellten Blattfläche bestehende, also nicht mit einem Schlauche versehene. Sie traten (bei kultivierten Exemplaren) stets nach den Schläuchen auf. Erstere entstehen im ersten Frühjahr, die schlauchlosen Blätter fanden sich Anfang Juni ein. In Wirklichkeit sind die letzteren aber aus den Schlauchblättern dadurch hervorgegangen, dass der (auch hier angelegte) Schlauch verkümmerte. Man sieht nicht selten Übergangsformen (vgl. Fig. 13), bei denen der Schlauch teilweise noch entwickelt ist, so dass hier also nur eine Um- resp. Hemmungsbildung der Schlauchblätter vorliegt. Diese Blätter sind aber keineswegs

*) De Candolle, Prodromus, vol. XVII, p. 4 ff.

BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY

nutzlos, sie funktionieren als Assimilationsorgane, deren Blattfläche dem sonnigen Standorte entsprechend vertikal orientiert ist. Sie treten in regelmässigem Wechsel mit den normalen Schlauchblättern auf. Bei anderen Sarracenia-Arten ist diese Erscheinung weniger ausgeprägt, doch findet sie sich, wenngleich weniger auffallend und regelmässig, auch bei S. psittacina und S. purpurea. Bei Sarr. flava und Drummondi ist die Schlauchanlage bei diesen Blättern oft nur mikroskopisch klein. Sie bleibt eben auf früherem oder späterem Stadium der Entwicklung stehen, während der unterhalb der Schlauchanlage vorhandene Teil des Blattes — der bei normalen, schlauchtragenden Blättern nur wenig hervortritt — sich stark entwickelt. Es tritt also bei diesen Blättern ein Entwicklungsvorgang ein, einigermassen ähnlich demjenigen, der bei der Bildung solcher Knospenschuppen stattfindet, bei denen die Blatt-

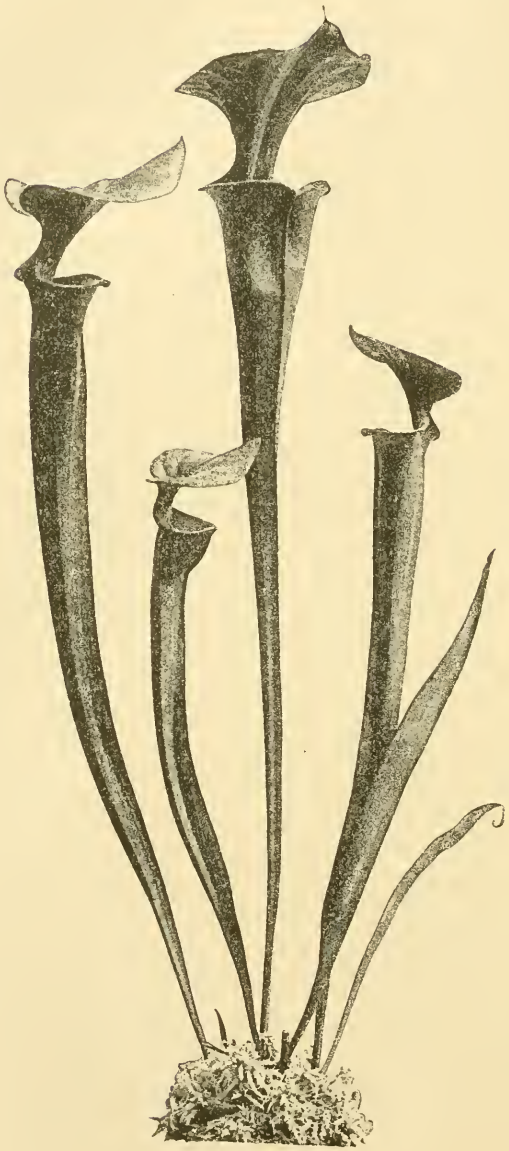


Fig. 13. Sarracenia flava, stark verkleinert, rechts zwei Blätter, an denen die Kannenanlage verkümmert ist. B. G. M. phot.

spreitenanlage verkümmert, während der Blattgrund sich stark entwickelt*). Nur handelt es sich bei Sarracenia um assimilierende Laubblätter, bei denen zudem eine einigermassen scharfe Abgrenzung von Blattgrund und Blattspreite nicht stattfindet (vgl. die unten mitzuteilende Entwicklungsgeschichte). Schon diese eigentümliche Heterophyllie aber hätte zeigen können, dass die seither übliche Bezeichnung der Sarraceniakannen als ausgehöhlter Blattstiel und des „Deckels" derselben als Blattspreite eine irrige ist. Ein verkümmerter Blattstiel auf einem etwa 30 cm langen spreitenartigen, einem Irisblatte gleichenden Gebilde wäre doch eine sonderbare Erscheinung!

Dagegen ist die Bildung von verschiedenen Laubblattformen (von den Niederblättern ganz abgesehen) in verschiedenen Jahreszeiten im Pflanzenreich auch sonst nicht ohne Beispiel. Leucophyta Brownii, eine Composite vom Kap, besitzt dicht dem Stamme anliegende und hierdurch sowie durch einen weissen Haarfilz gegen Verdunstung geschützte Blätter. Die neuen Triebe dagegen, die im Vaterland wohl in der feuchten Jahreszeit sich entwickeln, besitzen viel grössere, abstehende Blätter. Ähnlich verhält sich Androsace sarmentosa, eine Alpenpflanze, die im Herbste sempervivumähnliche dichte Blattrosetten bildet, im Frühjahr locker gestellte, viel grössere Blätter hervorbringt. Wie bei diesen Beispielen die Verschiedenheit der Blattformen in Beziehung steht zu der Verschiedenheit der äusseren Verhältnisse, denen die Pflanze im Verlaufe des Jahres ausgesetzt ist, so dürfte dies auch bei den genannten Sarracenien der Fall sein; es treten die schlauchlosen Blätter auf zu einer Zeit, die ausgezeichnet ist durch starke Besonnung und weniger Niederschläge, sie werden also ausgiebige Assimilationsorgane darstellen, während die vor ihnen gebildeten Schlauchblätter die Zersetzungsprodukte der gefangenen Tiere schon in hinreichender Menge aufgenommen haben.

Form und Grösse der Schlauchblätter sind bei den einzelnen Arten verschieden. Die grössten Dimensionen (bis etwa 1 m) erreichen wohl diejenigen von Darlingtonia californica. Aber nicht viel kleiner (etwa 75 cm hoch) werden die Schlauchblätter von Sarr. Drummondi, während diejenigen von Sarr. psittacina an den üppigsten, mir bekannten Exemplaren nur etwa 10 cm lang werden. Was die äusseren Gestaltungsverhältnisse anbelangt, so lassen sich dieselben

*) Echte Niederblätter finden sich auch bei einigen Sarracenia-Arten. So bei S. flava, purpurea, Drummondi. Man erkennt leicht, dass dieselben Scheidenteilen von Blättern entsprechen, deren oberer Teil verkümmert ist.

alle auf eine Grund- resp. Ausgangsform zurückführen, wenn man die erstentstandenen Schläuche, also diejenigen der Keimpflanzen mit einander vergleicht. Diese weichen bei einer Darlingtonia (Taf. XXII, Fig. 5) nicht wesentlich ab von denen einer Sarracenia, und sind auch bei der letzteren Gattung im wesentlichen übereinstimmend, so verschieden auch die Gestalt der späterhin auftretenden Schlauchblätter sein mag. Die in Fig. 14 abgebildete Keimpflanze von Sarr. psittacina hat erst ein Schlauchblatt gebildet, das in Fig. 15 halbiert und stark vergrössert dargestellt ist. Es ist aus der Abbildung ersichtlich, dass zur Schlauchbildung der grösste Teil der Blattanlage verwendet wird; mit Ausnahme des Blattgrundes, der scheidig entwickelt ist.

Fig. 14. Sarracenia psittacina, Keimpflanze. *S* Samenschale, welche dem einen Kotyledon anhängt.

Die Entwicklungsgeschichte wurde verfolgt bei Darlingtonia californica und einigen Sarracenia-Arten. Sie verläuft bei allen im wesentlichen gleich. (Vgl. Taf. XIX.) Die Anlage des Schlauches tritt an der Blattanlage frühe schon auf und macht sich dadurch zunächst bemerkbar, dass nahe der Spitze der Blattanlage eine Vertiefung auftritt, die dadurch entstand, dass auf der Blattoberseite — ebenso wie bei der Bildung eines schildförmigen Blattes — eine Wucherung auftritt, welche sich an die Blatträndern ansetzt. Diese Wucherung ist auf dem Längsschnitt durch eine junge Schlauchanlage auf Taf. XIX, Fig. 2 mit *A* bezeichnet, die Spitze der Blattanlage mit *D*, der Blattgrund mit *S*. *M* ist die Mündung der Schlauchanlage. Indem dieselbe weiter wächst, gewinnt sie zunächst die Gestalt eines oben schräg abgestutzten Bechers (Taf. XIX, Fig. 4). Es ist jetzt schon zu bemerken, dass die Schlauchhöhlung in der Blattanlage von Darlingtona tiefer hinabgeht, als die Ansatzstelle der Blattscheide, was auch in Fig. 5 und 6 hervortritt und für die Frage nach der morphologischen Bedeutung des Schlauches von Interesse ist. Man hat vielfach die Sarracenia-Schläuche als ausgehöhlte Blattstiele betrachtet und in dem über den Schlauch hervorragenden Teile, welcher z. B. bei Sarracenia purpurea mächtig entwickelt ist, (vgl. Taf. XX), die Blattspreite sehen wollen. Dafür liegt kein Grund vor, und die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass diese Bezeichnung unrichtig ist. Das Blatt von Darlingtonia besitzt, wie viele andere Blätter, über-

haupt keinen Blattstiel, auch als umgebildete Blattspreite kann der Schlauch nicht bezeichnet werden, denn diese ist vom Blattgrunde hier nicht abgegliedert, und zudem tritt jene oben beschriebene Wucherung etwas unterhalb der Zone auf, wo der obere (sonst zur Blattspreite werdende) Teil der Blattanlage in den Blattgrund *S* übergeht. Es ist vielmehr an der Schlauchbildung hier die ganze Blattanlage, mit Ausschluss eines Teiles des Blattgrundes, beteiligt. Bei Sarracenia (Taf. XIX, Fig. 10) greift die Schlauchhöhlung nicht so tief herunter, hier ist der Scheidenteil des Blattes von der Kanne gesondert, und zwischen beiden noch eine blattstielartige Partie vorhanden, welche an der Schlauchbildung keinen Anteil nimmt (vgl. Fig. 10, Taf. XIX) und am fertigen Schlauchblatt ebenfalls leicht zu erkennen ist; sie besitzt dort T-förmigen Querschnitt, indem der Flügel auch

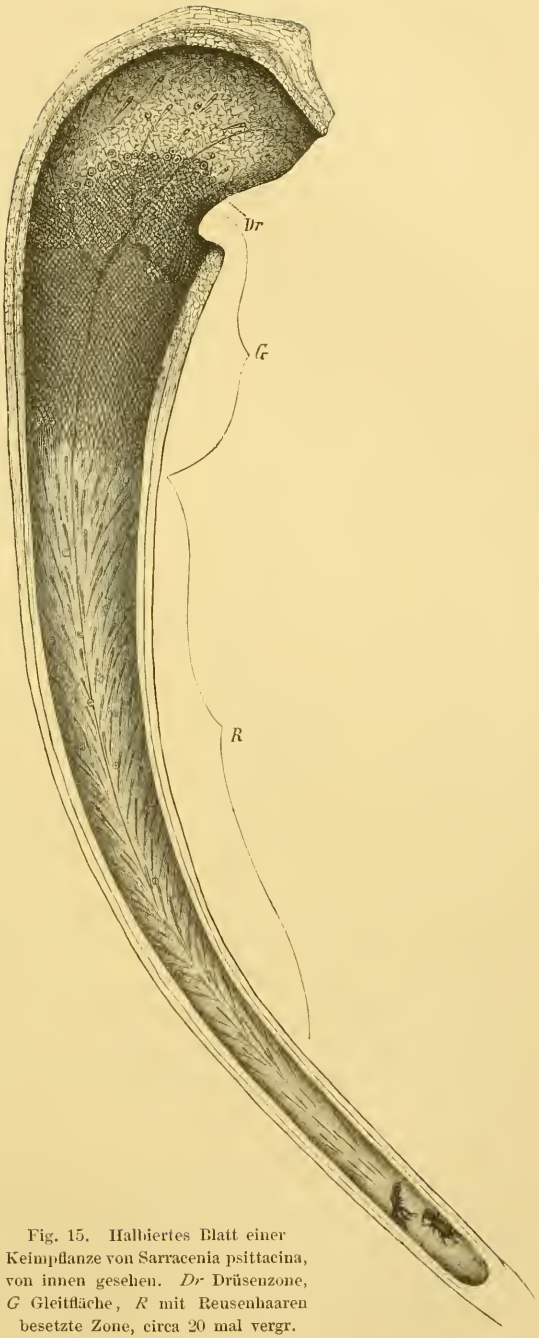


Fig. 15. Halbiertes Blatt einer Keimpflanze von Sarracenia psittacina, von innen gesehen. *Dr* Drüsenzone, *G* Gleitfläche, *R* mit Reusenhaaren besetzte Zone, circa 20 mal vergr.

auf sie sich fortsetzt. Nach unten hin ist sie dann blattstielartig verschmälert*).

Kehren wir zu Darlingtonia zurück, so ergiebt sich aus den Abbildungen, dass die ganze vordere Hälfte des Schlauches von jener Wucherung der Blattoberseite gebildet sein muss. Die Schlauchmündung kommt, da die Hinterwand stärker wächst als die Vorderwand, bald seitlich zu liegen. Ein junges Schlauchblatt von der Form des in Fig. 5, Taf. XIX abgebildeten brauchen wir uns nur stark vergrössert zu denken, um im wesentlichen die Form zu erhalten, welche das erste Schlauchblatt von Sarracenia psittacina (Fig. 13) besitzt, bei welchem ebenso, wie dies bei den Schlauchblättern von Sarracenia variolaris zeitlebens der Fall ist, der Schlaucheingang durch einen Deckel (die stärker gewachsene hintere, der Blattspitze entsprechende Partie der Schlauchwand) überwölbt ist. Auch bei den Keimpflanzen von Darlingtonia ist das der Fall, nur ist hier die Blattspitze zu einem langen schwanzähnlichen Gebilde ausgezogen. So sehen diese Blätter der Keimpflanzen wesentlich anders aus, als die später auftretenden (Fig. 19), stimmen aber mit denjenigen der Sarracenieen überein. Es ist nun eine interessante Thatsache, dass auch an älteren Darlingtonia Seitensprosse auftreten können, welche die Form der Keimblätter wiederholen und die wir demgemäss als Rückschlagssprosse bezeichnen können. Ein solcher ist in Fig. 16 abgebildet. Sie treten als Seitensprosse am Rhizom auf, und zwar, wie dies bei Rückschlagssprossen vielfach der Fall ist (vgl. Teil I S. 16), offenbar namentlich dort, wo eine Hemmung des „normalen“ Wachstums stattgefunden hat, was sich auch in der viel geringeren Grösse dieser Kannenblätter den gewöhnlichen gegenüber ausspricht. Was die Keimpflanzen anbelangt, so ist hier noch darauf hinzuweisen, dass auf die beiden Kotyledonen zunächst ein kleines, flaches Blättchen folgt, wenigstens bei den von mir untersuchten Keimlingen. Dies ist der einzige Fall, in welchem mir ein flaches, nicht zu einem Schlauche umgebildetes Blatt bei Sarracenieen vorgekommen ist; wir dürfen es

---

*) Die neuerdings von Macfarlane (Annals of botany, III, 260) geäusserten Ansichten über den Aufbau des Sarraceniablattes sind so wenig begründet, dass ich dieselben hier nicht näher erörtern möchte. Auf das verfehlte derselben, namentlich was die Ignorierung der entwicklungsgeschichtlich ermittelten Thatsachen anbelangt, hat schon Bower hingewiesen (ibid. vol. IV, pag. 165), welcher auch einige entwicklungsgeschichtliche Daten über Sarr. flava mitteilt.

wohl als den letzten Rest der ursprünglichen, „normalen“ Blattform betrachten.

Als Ausgangsform für die Schlauchblätter der Sarracenieen können wir also ein Kannenblatt betrachten, wie es die genannten Keimpflanzen besitzen. Ältere Pflanzen von Sarracenia variolaris, (welche diese Form beibehalten hat), weichen wesentlich nur dadurch ab, dass sie auf der Vorderseite einen Flügel haben, welcher einerseits die assimilierende Blattfläche vergrössert, andererseits dem Schlauche zur Festigung dient; auch der Schlaucheingang ist bei älteren Schläuchen hier wie in anderen Fällen (z. B. Sarracenia purpurea Taf. XX) dadurch ausgesteift, dass der Rand umgeschlagen ist.

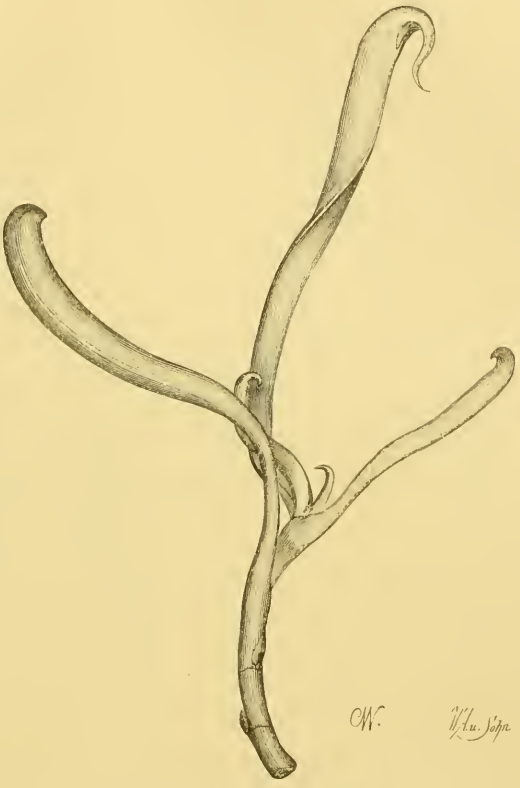


Fig. 16. Darlingtonia californica, Rückschlagsspross. Die Form der Blätter stimmt mit denjenigen der Keimpflanzen überein (vergl. Fig. 5, Taf. XXII).

Von hier aus hat eine Weiterentwicklung nach zwei Richtungen hin stattgefunden. Einmal nämlich finden sich Arten, bei denen der Schlaucheingang nicht mehr überwölbt ist, sondern die verlängerte Hinterwand des Schlauches mehr oder weniger vertikal steht (Sarracenia purpurea, scheinbar auch flava, Drummondi), andererseits solche, bei denen die Überwölbung des Eingangs eine noch viel vollständigere und auffallendere wird (Sarracenia psittacina, Darlingtonia californica). Indes zeigen auch die Formen, bei denen der Eingang offen ist, an den Keimpflanzen die Schlauchspitze über den Eingang hergewölbt, wie dies z. B. die Abbildung einer Keimpflanze von Sarracenia Drum-

mondi (Fig. 17) noch deutlich zeigt; und für Sarracenia purpurea, bei welcher, wie die Abbildung auf Taf. XX zeigen wird, der fahnenförmige Endteil des Schlauches besonders stark entwickelt ist, gilt dasselbe. Schon Schleiden hat die Keimung dieser Art beobachtet (Abbildung in Schnizlein, Iconographia familiarum naturalium regni vegetabilis vol. III Tab. 185* Fig. 20), die Keimpflanzen stimmen mit denen der anderen von mir beobachteten Arten überein, und es darf wohl angenommen werden, dass dies auch für Sarracenia flava und rubra gilt. Auch bei den letztgenannten Arten ist der „Deckel" übrigens nicht vollständig aufgerichtet, sondern verhindert doch, wenngleich weit geöffnet, das Eindringen von grösseren Mengen von Regenwasser in den Schlauch. Bei Sarracenia flava (Fig. 13) fliesst das von oben auf den Deckel fallende Regenwasser nach hinten ab, und rinnt meist längs des vorspringenden Mittelnerven des hinteren Kannenteiles herunter. Die Seitenränder des Deckels sind nämlich so zurückgebogen, dass derselbe eine Art — auf einer Seite offenen — Trichter bildet, in welchem das Wasser in der eben angegebenen Weise abgeleitet wird. So wird einerseits ein Eindringen grösserer Wassermengen, andererseits ein Abwaschen der Honigtropfen (s. unten) verhindert, während der aufgerichtete lebhaft gefärbte Deckel doch zugleich eine weithin sichtbare Fahne darstellt. Ganz ungeschützt gegen Regen sind nur die Kannen von Sarracenia purpurea. Diese aber sind relativ weit und kurz, so dass sie auch mit Wasser gefüllt, doch ihren aufrechten Stand zu bewahren vermögen, während eine lange schmale Kanne in diesem Falle umknicken würde. Es mag sein, dass die auf dem „Deckel" stehenden, hier besonders grossen Haare dazu beitragen, ein rasches Abgewaschenwerden der Honigabsonderung zu verhüten. Auch sonst sind die (unten noch zu erwähnenden) Honigdrüsen (man vgl. auch das über Nepenthes Gesagte) vielfach so angebracht, dass sie eine vor Regen geschützte Lage einnehmen.

Von der zweiten Reihe sei hier zunächst Sarracenia psittacina kurz geschildert. (Fig. 18.) Die Blätter dieser Art stehen mit ihrer Längsachse annähernd horizontal und kehren den, im Verhältnis zur Kanne hier sehr grossen Flügel nach oben. Die enge Eingangsöffnung des Schlauches steht horizontal, sie besitzt einen eingestülpten Rand und besteht somit aus einer etwa $1^1/_2$ mm langen und 1 mm Durchmesser haltenden Röhre, welche nur ganz kleinen Tieren den Eingang gestattet, was der Thatsache entspricht, dass auch der Schlauch selbst hier recht enge ist und dadurch in auffallenden Gegen-

Fig. 17. Sarracenia Drummondi; junge Pflanze, an welcher die Kotyledonen (*Cot*) und die Samenschale noch sichtbar sind, in natürl. Grösse. M. G.

satz gegen den weiten „Kopf“ oder Helm des Schlauches tritt. Wenn wir die Blattbildung der Keimpflanzen verfolgen, so lässt sich leicht nachweisen, wie von dem ersten Schlauchblatte aus an den folgenden allmählich die Veränderungen sich vollziehen, welche zu der eben geschilderten Form führen. Jenes erste Schlauchblatt besitzt, wie erwähnt, eine der der Schläuche von Sarracenia variolaris oder der der Keimpflanzen von Sarracenia Drummondi etc. entsprechend gebaute ziemlich weite Eingangsöffnung. Der „Flügel“ tritt zunächst kaum hervor. Später entwickelt sich der Helm dadurch, dass die der Schlauchmündung annähernd gegenüberliegende Partie der Schlauchwand ein gesteigertes Wachstum zeigt, wodurch die Schlauchmündung (wenn man sich den Schlauch vertikal gestellt denkt) ganz nach unten zu liegen kommt. Dieser Vorgang wird dann bei den späteren Schläuchen noch gesteigert und die Schlauchwand am Eingang nach innen eingestülpt. Derselbe Wachstumsvorgang tritt uns entgegen, wenn wir die Entwicklungsgeschichte der Darlingtonia-Schläuche verfolgen. Die fertigen Schläuche, welche hier aufrecht gestellt sind (wobei die charakteristische Drehung des Schlauches auffällt*), meist ist es eine halbe Drehung um die Längsachse, welche die Schlauchmündung nach aussen, auf die dem Stammvegetationspunkt abgekehrte Seite bringt), besitzen gleichfalls eine nach unten gekehrte Mündung, welche hier aber recht weit ist. Die Mündung ist überragt von einem fischschwanzähnlichen Anhang des helmförmigen oberen Schlauchteiles (Fig. 19). Wir haben oben die ersten Entwicklungsstufen der Darlingtonia-Schlauchblätter verfolgt. Ein Vergleich der Fig. 5, 6, 7, 8 auf Taf. XIX zeigt nun ohne weiteres, wie auch hier, ganz wie bei Sarracenia psittacina die Schlauchmündung, welche erst (Fig. 1, 4, Tafel XIX) oben, dann seitlich lag, nach unten

Fig. 18. Sarracenia psittacina, Blatt einer zweijährigen Pflanze.

*) Dieselbe bedingt nicht, wie Kurz angiebt, dass die ursprünglich nach oben gerichtete Öffnung des Schlauches nach unten gewendet wird. Das geschieht, wie die oben mitgeteilte Entwicklungsgeschichte zeigt, durch einen ganz andern Vorgang.

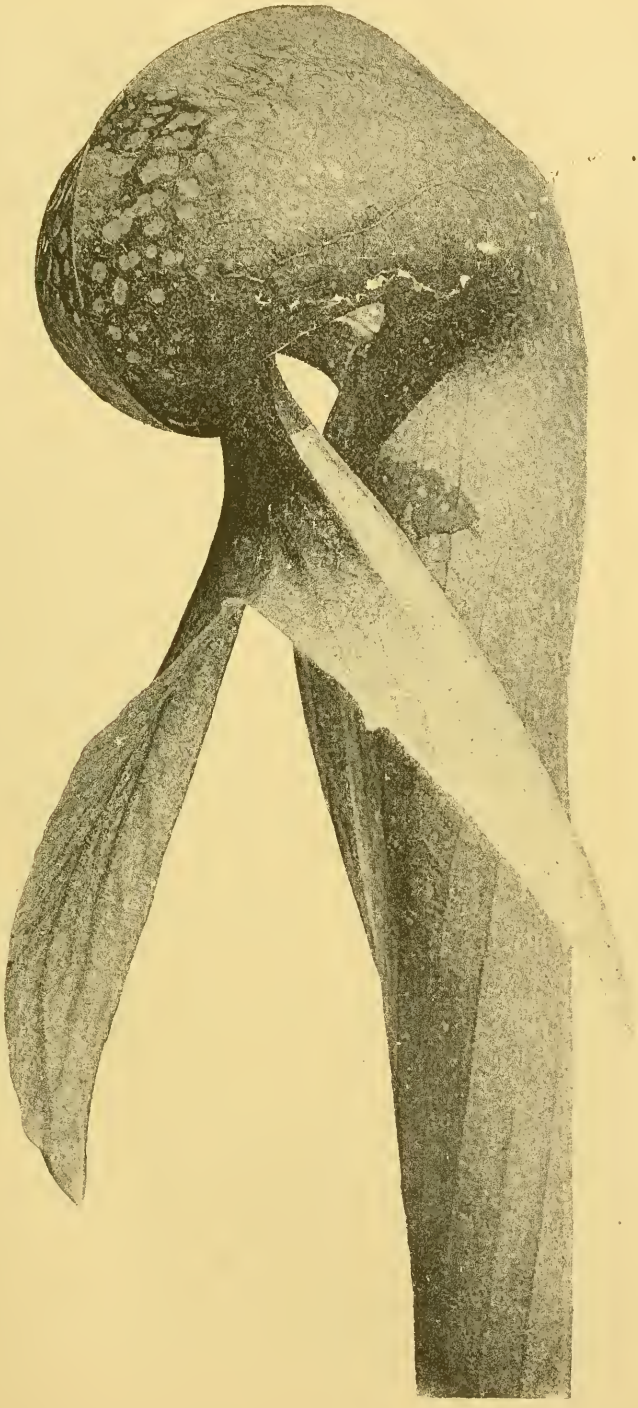


Fig. 19. Oberer Teil eines Schlauchblattes von Darlingtonia californica, natürl. Grösse. B. G. M. phot.

gerückt wird, indem das ihr gegenüberliegende Stück der Schlauchwand stärker wächst. Hier verlängert sich aber die Blattspitze besonders stark über die Eingangsöffnung hinaus, nur bleibt sie nicht einfach, wie bei den Keimpflanzen und an den Blättern der Rückschlagssprosse, sondern es findet eine Teilung statt, es bilden sich an der Blattspitze zwei Anhängsel (*L* Fig. 6 u. 7, Taf. XIX), welche, zunächst noch eingerollt (Fig. 8, Taf. XIX), später sich ausbreiten und die grossen in Fig. 19 abgebildeten Lappen darstellen. Dieselben als Fiederblättchen zu betrachten liegt wohl kein Grund vor. Es ist eben eine Teilung der Blattspitze, welche dieselbe zu einem noch auffallenderen Anhängsel des Schlauches macht, als es der einfache Lappen der Primärschläuche ist.

Soviel über die allgemeinen Formverhältnisse. Gehen wir auf den Bau der Schläuche etwas näher ein, so ist zunächst hervorzuheben, dass dieselben durch eine lebhafte Färbung sich auszeichnen, welche entweder auf den ganzen Schlauch oder nur auf die der Eingangsöffnung nahegelegenen Teile desselben sich erstreckt, und mehrfach auch zur Artbenennung Anlass gegeben hat (Sarracenia purpurea, flava, rubra, variolaris). Auch Heliamphora ist mit gefärbten Schlauchblättern versehen. Bei der Beschreibung der Vegetation des „El Dorado swamp“ auf dem Roraima sagt Im Thurn: „One, perhaps the most remarkable, plant of the swamp has not yet been noticed. It is the South-American pitcher-plant, Heliamphora nutans, Benth; which grows in wide-spreading, very dense tufts in the wettest places, but where the grass happens not to be long. Its red-veined pitcher leaves, its delicate white flowers raised high on red tinted stems, its sturdy habit of growth, make it a pretty little picture wherever it grows.“*)

Bei Sarrac. purpurea sind die älteren Schläuche in ihrer ganzen Ausdehnung intensiv purpurrot gefärbt. Die Färbung beginnt an den Nerven (bei einer Varietät ist sie auf dieselben beschränkt) und breitet sich von hier aus auf das übrige Blattgewebe aus. Zweifellos steht die Färbung in Beziehung zum Lichte, da sie an bei zu geringer Beleuchtung erzogenen Exemplaren unterbleibt. Bei den anderen Arten ist die Färbung am stärksten in der Nähe der Eingangsöffnung. Sarr. rubra z. B. ist ausgezeichnet durch ein rotes

*) Im Thurn, The botany of the Roraima expedition of 1883, Trans. of the Linn. soc. 2d ser., vol. II, pag. 263.

Adernetz, das an der bezeichneten Stelle am stärksten hervortritt, zudem spielt die Eingangsöffnung in eigentümlich seideartigem Glanze, welcher durch die Haarbekleidung verursacht ist. Sarr. flava besitzt besonders in ihrem oberen Teile gelb gefärbte mit rotem Adernetz versehene Schläuche und auch bei Sarr. psittacina ist der „Helm“ bei wohl entwickelten Exemplaren intensiv purpurn gefärbt. Bei Sarrac. Drummondi finden sich zwischen dem roten Adernetz des oberen Schlauchteiles weisse Stellen, in denen wie bei den weissen Flecken panachierter Blätter keine Chlorophyllbildung stattgefunden hat. Am schönsten ist die Färbung bei S. variolaris und bei Darlingtonia. Bei ersterer ist der helmförmige Deckel des Schlauches auf seiner Unterseite mit einem roten Adernetz versehen, auf der hinteren Schlauchwand sind eine Anzahl weisser, teilweise rotumsäumter Flecken, welche bei durchfallendem Lichte besonders auffallen. Darlingtonia besitzt ganz ähnliche „Fenster“ und ausserdem in dem gleichfalls gefärbten Anhang des Helmes ein besonders auffallendes Aushängeschild. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die lebhafte Färbung der Kannen dieselben für die Insekten anziehend erscheinen lässt, gerade so wie dies bei den Blüten der Fall ist, und wie bei diesen, kommt dazu noch die Ausscheidung von süssem Safte, den wir auch hier als Nektar bezeichnen können. Man kann diese Nektarausscheidung auch bei kultivierten Exemplaren in reichem Masse beobachten. Nur darf man dazu nicht solche Pflanzen nehmen, welche viel gespritzt werden, weil das Wasser natürlich die Nektartropfen abwäscht.

Die Nektarausscheidung ist, ebenso wie die Färbung, am stärksten in der Nähe des Schlaucheinganges. Beobachtet man z. B. ein Schlauchblatt von Sarracenia flava, so sieht man an der Innenfläche des (hier aufgerichteten und an seiner schmalen Stelle nach aussen gekrümmten) Deckels eine Menge dicker, süssschmeckender Tropfen. Genauere Beobachtung ergiebt, dass die Nektarausscheidung vom Deckel aus sich auch ein Stück weit in das Schlauchinnere fortsetzt, und kleinere Nektartropfen auch am Rande des Deckels und längs der Kante des auf der Schlauchinnenseite befindlichen Flügels sich befinden, und auch auf der äusseren Schlauchfläche scheinen kleine Tröpfchen ausgeschieden zu werden. Jedenfalls aber führt ein mit Honig besetzter Pfad von dem unteren Ende des Schlauches zu seinem Eingang, und ist die Nektarausscheidung am stärksten an der hinteren Seite des Eingangs. So werden also auch kriechende Insekten leicht zur

Schlauchmündung gelangen. Es ist ein eigentümliches Schauspiel, zu beobachten, mit welcher Sicherheit und Geschwindigkeit z. B. Ameisen, welche den Honigdrüsen der Sarracenia flava nachgehen, in dem Schlauche verschwinden. Sind sie aber einmal abgeglitten, so kommen sie nicht wieder zum Vorschein. Auch bei Sarracenia Drummondi sondert die Unterseite des Deckels Nektar in überraschend grosser Menge ab, und bei einem genauer kontrollierten Exemplare dauerte die Ausscheidung wochenlang fort. Bei Sarracenia variolaris und Sarracenia rubra ist die Nektarausscheidung besonders stark am Schlauchrande, der wie mit Sirup beschmiert erscheint. Sie lässt sich auch hier längs der Kante nach unten verfolgen. Dass die Sarracenia-Schläuche mit Erfolg Insekten fangen, geht z. B. daraus hervor, dass im Marburger Garten Sarracenia purpurea im Sommer durch ein Drahtgitter gegen die Amseln geschützt werden muss, welche die in den Schläuchen enthaltenen Tiere als bequeme Beute betrachten, und um sie zu erreichen, die Schläuche zerhacken. Dass diese Eigenschaft der Sarracenia-Schläuche schon lange bekannt ist, geht aus Bartrams oben mitgeteilten Äusserungen hervor. Auch die Nektarabsonderung ist ihm und andern Beobachtern schon aufgefallen, und die (Honigdrüsen der Sarracenien) sind wohl die am längsten bekannten Beispiele „extrafloraler Nektarien". Macbride*) berichtet folgendermassen über seine 1810 und in den folgenden Jahren gemachten Beobachtungen an Sarracenia-Schlauchblättern: „Bringt man im Mai, Juni oder Juli, den Monaten, in welchen die Blätter dieser Pflanzen ihre eigenartige Funktion in der grössten Vollendung verrichten, einige derselben in das Haus und giebt ihnen eine aufrechte Stellung, so bemerkt man bald, dass sie Fliegen anlocken. Diese Insekten nähern sich direkt den Schlauchmündungen und scheinen, über den Rand derselben gebeugt, eifrig etwas von der Innenfläche aufzusaugen. In dieser Stellung verweilen sie, schliesslich aber, scheinbar verlockt durch den angenehmen Geschmack, betreten sie das Innere des Schlauches. Die Fliege, die so ihren Platz verändert hat, verliert den festen Halt, sie wankt einige Sekunden, gleitet aus und fällt auf den Grund des Schlauches, wo sie entweder ertrinkt oder vergeblich gegen die Haarspitzen emporzuklettern versucht. Selten entfaltet die Fliege beim Fall ihre Flügel und entkommt. . . . In einem fliegenreichen Hause geht dieser Fang so rasch, dass der Schlauch in wenig Stunden voll

*) Transactions of the Linnean society 1815.

ist, und es wird notwendig, Wasser hinzuzufügen, da die von Natur vorhandene Menge unzureichend ist, die gefangenen Insekten zu ertränken."

„Die Blätter von Sarr. adunca (= variolaris) und rubra könnte man als Fliegenfallen verwenden, ja man versichert mir glaubhaft, dass dies in einigen benachbarten Orten geschieht. Die Blätter von Sarr. flava (der Art, auf welche sich die vorhergehenden Beobachtungen hauptsächlich beziehen), obwohl sie sehr geräumig sind, und oft drei Fuss und mehr hoch werden, enthalten nie so viele Insekten, als die der obengenannten Arten."

„Das Anlockungsmittel für die Fliegen ist offenbar eine süsse, klebrige, honigähnliche Substanz, welche von der Innenfläche des Schlauches abgesondert oder ausgeschwitzt wird".... Auch die nach abwärts gerichteten, unten zu erwähnenden Reusenhaare hat der genannte Beobachter bereits gesehen und in ihrer Bedeutung erkannt. Was die Wasserausscheidung der Schläuche anbelangt, so sah ich eine solche bei den kultivierten Sarracenien nur bei S. psittacina, einer Art, bei welcher der Lage der Eingangsöffnung nach an ein Eindringen von Regenwasser etc. in den Schlauch ohnedies nicht zu denken ist. Von Autoren, welche Gelegenheit hatten, Sarracenien an Ort und Stelle zu beobachten, wird indes mitgeteilt, dass auch bei anderen Arten eine Wasserausscheidung stattfinde. So giebt Schimper an*), dass das Wasser in den Schläuchen von Sarracenia purpurea der Hauptmasse nach dem Regen seinen Ursprung verdanke. „Bei jungen Blättern allein findet Wasserausscheidung statt, und zwar lange vor ihrer Eröffnung. Die sowohl auf der unteren behaarten, als der mittleren glatten Epidermis auftretenden, sauer reagierenden Tröpfchen sammeln sich am Grunde des Schlauches auf." Es ist demnach wahrscheinlich, dass bei allen Sarracenien eine, wenngleich nicht bedeutende Wasserausscheidung stattfindet, die angeblich bei Sarrac. variolaris stärker werden soll, wenn sich gefangene Insekten im Schlauche befinden (Asa Gray, a. a. O., pag. 330).

Die Schilderung des inneren Baues der Schläuche, soweit sie für unsere Zwecke — welche ein Eingehen auf anatomische Einzelnheiten als überflüssig erscheinen lassen — in Betracht kommen, wird am zweckmässigsten anknüpfen an den in Fig. 20 dargestellten

---

*) Schimper, Notizen über insektenfressende Pflanzen, botanische Zeitung 1882, pag. 227.

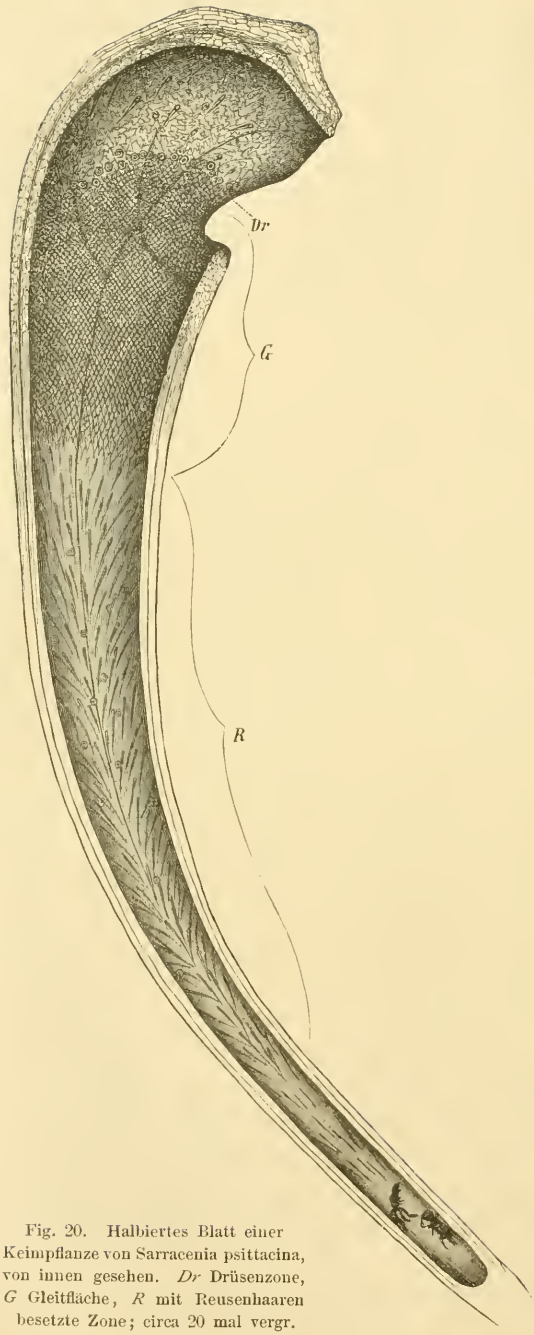


Fig. 20. Halbiertes Blatt einer Keimpflanze von Sarracenia psittacina, von innen gesehen. *Dr* Drüsenzone, *G* Gleitfläche, *R* mit Reusenhaaren besetzte Zone; circa 20 mal vergr.

Längsschnitt durch das erste Schlauchblatt von Sarracenia psittacina, weil hier die Verhältnisse sich leicht übersehen lassen.

Es treten hier vier Zonen deutlich hervor. Die oberste umfasst den inneren Teil des Deckels bis zu der mit *Dr* bezeichneten Grenze. Sie trägt vereinzelte, lange, nach abwärts gerichtete Haare, und namentlich in ihrem unteren Teile honigabsondernde Drüsen; sie heisse die Drüsenzone, obwohl Drüsen auch in anderen Teilen des Schlauches vorkommen. Darauf folgt die „Gleitzone“ (*G*), welche aus Zellen mit dachziegelig angeordneten, nach unten gerichteten Vorsprüngen besteht, welche einem Insektenfusse keinen Halt geben. Die weiter nach unten folgende Zone ist mit langen, nach abwärts gerichteten Haaren besetzt, die als Reusenhaare bezeichnet werden sollen, auch zwischen ihnen finden sich noch Drüsen. Die vierte Zone nimmt das

untere Ende des Schlauches ein, hier verschwinden Haare und Drüsen und findet sich nur eine glattwandige Epidermis. Die einzelnen Zonen sind nicht scharf voneinander getrennt, die Zone *R* z. B. geht in die Zone *G* über, indem die Reusenhaare kürzer und dichter gedrängt auftreten. An den später auftretenden Schlauchblättern tritt die Gleitfläche bedeutend zurück im Verhältnis zu den übrigen Teilen. Sie überzieht einmal die Innenfläche der eingestülpten Mundöffnung und von hier aus noch eine schmale Zone des Schlauchinnern, welche aber nicht ringsherum reicht, so dass auf der nach unten gekehrten Seite des Schlauches die Drüsenzone in die Reusenhaarzone direkt übergeht; es sind eben im Grunde nur zwei Elemente im Sarracenia-Schlauch vorhanden: Drüsen und nach abwärts gerichtete Haare, welche in verschiedener Ausbildung und Verteilung vorkommen. An einem kleinen, 22 cm langen Schlauchblatte von Sarracenia flava liessen sich die einzelnen Regionen leicht mit blossem Auge unterscheiden. Der obere Teil des Deckels war eingenommen von nach abwärts gerichteten Haaren und Drüsen, dann folgt auf demselben die mattweisslich schimmernde Gleitzone, welche sich $5^1/_2$ cm weit in den Schlauch fortsetzte und in die Reusenhaarzone überging, welche etwa 10 cm lang war und nach unten hin allmählich aufhörte. In der untersten glatten Schlauchzone fanden sich tote, in Zersetzung begriffene Insekten (die aber keinen Fäulnisgeruch wahrnehmen liessen) und zahllose Bakterien und lebende Euglenen. Die Nektardrüsen finden sich auch in der Gleitzone, namentlich im obersten Teile derselben; am häufigsten sind sie in demjenigen Teile des Deckels, an welchem man auch die reichste Nektarabsonderung bemerkt (cfr. oben pag. 87). Sie haben einen charakteristischen Bau. Von oben sieht man 6 Zellen, zwei mittlere und vier peripherische (Taf. XXII, Fig. 10); im Längsschnitt zeigt sich, dass die ersteren ziemlich stark verdickte Aussenwände haben (Taf. XXII, Fig. 11). Sie mögen Deckelzellen heissen. Die ganze Drüse besteht aus drei Stockwerken von Zellen, von denen die mittleren gegen die unteren durch eigentümlich netzförmig verdickte Querwände abgetrennt sind (Taf. XXII, Fig. 11); die Drüsen sind durch eine cutikularisierte Lamelle gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt. Viel einfacher gebaut sind die Drüsen von Darlingtonia (Taf. XXII, Fig. 12), bestehend aus einer durch mehrere Periklinen gefächerten Zelle, zuweilen tritt auch Längsteilung auf. Was diese Drüsen ausscheiden, ist nicht bekannt. Süssschmeckende Tropfen habe ich bei

Darlingtonia nie gesehen. Doch soll nach Lemmon von den winzigen Drüsen der Helminnenseite eine zuckerhaltige Flüssigkeit abgesondert werden, auch die beiden Seiten des Flügels sollen einen süssen, klebrigen Stoff hervorbringen. Jedenfalls sind wohl die Darlingtonia-Drüsen als eine rudimentäre Form der Sarracenia-Drüsen zu betrachten.

In der Abbildung von Sarracenia purpurea (Taf. XX) sind die steifen, an der Oberseite des über die Schlauchmündung hervorragenden Blattende stehenden Haare deutlich sichtbar. Dann folgt die Gleitzone, welche rings um den Schlauch herumgeht, und in der man mit der Lupe leicht die zahlreichen Nektartropfen bemerkt. Darauf eine, den grössten Teil des Schlauchinnern einnehmende glatte, glänzende Zone*), die keine Haarbildungen, wohl aber Drüsen enthält, und dann erst in dem untersten, engen Teile des Schlauches die Reusenhaare.

An die Besprechung des Sarracenia-Schlauchbaues sei hier kurz die der Heliamphora-Schläuche angeschlossen (Taf. XXI, Fig. 1).

---

*) Nach Zipperer soll eine solche „glänzende Drüsenfläche" sich auch bei Sarr. flava finden. Bei den von mir untersuchten Schläuchen war sie nicht vorhanden. Da in derselben nach Text wie nach Abbildungen gleich ungenügenden Abhandlung auch behauptet wird, der „Deckel" von Sarracenia flava sei ungefärbt und habe dieselbe Form wie bei Sarr. purpurea, während er gelb gefärbt und mit dunkelroten Adern durchzogen, von demjenigen von Sarr. purpurea aber auffallend durch die an der schmalen Stelle nach aussen gebogenen Ränder verschieden ist, so weiss ich nicht, was dieser Autor als „Sarr. flava" vor sich gehabt hat. War es wirklich flava, so kann es sich nur um Keimpflanzen (welche mir von dieser Art nicht vorlagen) oder um höchst kümmerliche Exemplare handeln, da er die Länge der Kannen zu 18,5 cm angiebt, während solche mit 50 cm langen Kannen noch als schwach zu bezeichnen sind. Dass die glatte Fläche, welche wie lackiert aussieht, bei den Keimpflanzen von Sarr. purpurea fehlt, ist mir nach einer Notiz Schimpers (Bot. Zeit. 1882, pag. 229 u. 230) wahrscheinlich. Er fand in Massachusets einen Sarraceniastock, der ausser grossen normalen Kannen auf Seitensprossen solche trug, welche nur 3—4 cm lang und (im Maximum) 3 mm breit waren, aber einen schirmartig über die Kanne gebogenen Deckel besassen, den Schimper irrig als „Lamina" bezeichnet. Es kann nach den oben über die Gestaltung der (schon von Schleiden beobachteten) Keimpflanzen dieser Art gemachten Mitteilungen kaum einem Zweifel unterliegen, dass hier ganz ebenso Rückschlagsblätter vorlagen, wie sie oben für Darlingtonia geschildert wurden. Da bei ihnen die ganze Innenfläche des Bechers mit langen, nach unten gerichteten Haaren besetzt war, so ist dies wohl auch bei den Schläuchen der Keimpflanzen der Fall. Es ist im übrigen klar, dass bei einem so weiten Schlauche, wie es der von S. purpurea ist, die glatte Gleitfläche zweckmässiger ist, als die Reusenhaare, die denn auch nur im engeren Schlauchteile sich finden.

Zunächst ist hervorzuheben, dass die Formbildung derselben denjenigen der Sarracenia-Arten sich nahe anschliesst. Dies gilt offenbar auch für die Keimpflanzen, für welche oben ein der ganzen Familie gemeinsamer Typus nachgewiesen wurde. Zwar standen Heliamphora-Keimpflanzen mir nicht zur Verfügung. Indes ist anzunehmen, dass die Blattbildung derselben übereinstimmt mit derjenigen der Ausläufer, welche zunächst Schlauchblätter hervorbringen, die denjenigen der Sarracenia variolaris gleichen (Taf. XXI, Fig. 3). Nur ist der Deckel nicht so stark gebogen, und seine Ränder nach aussen gekrümmt. Auch ist nicht ein Flügel auf der Schlauchinnenseite vorhanden, sondern es finden sich zwei, dicht nebeneinanderstehende lamellenförmige Auswüchse an der betreffenden Stelle, wie dies auf dem Querschnitt Taf. XXI, Fig. 4 besonders deutlich hervortritt.

Das Rhizom der mir vorliegenden getrockneten Pflanze trägt Blätter von zweierlei Gestalt. Einmal Schlauchblätter, deren längstes 30 cm lang und mit weiter Eingangsöffnung versehen war (Taf. XXI, Fig. 1). Besonders fällt hier auf die löffelförmig ausgehöhlte Spitze des Schlauches, die mit ihrer konkaven Seite nach unten gekehrt ist*). Sie besitzt auf ihrer Unterseite zahlreiche, in kleinen Vertiefungen stehende Drüsen, welche durch ihre grössere Zellenzahl von den übrigen sich unterscheiden. Es ist wohl anzunehmen, dass dies honigabsondernde Drüsen sind, die durch ihre Stellung in dem nach unten gekehrten „Löffel“ gegen Regen ganz besonders gut geschützt sind. Der obere Teil des auf den Löffel folgenden „Deckels“ ist hier haarlos, aber mit Drüsen versehen, deren Zellenanordnung eine andere als die der typischen Sarracenia-Drüsen ist. In dem untersuchten Schlauche mass diese Zone in der Mittellinie des Deckels 7 cm. Darauf folgt nach unten eine etwa ebensolange, mit nach abwärts gerichteten Haaren versehen, diese Haare werden von oben nach unten länger und zwischen ihnen befinden sich Drüsen vom gewöhnlichen Sarracenia-Typus. Dann folgt eine glatte, höchstens 2 cm breite Zone ohne Drüsen und Haare. Der Rest des Schlauches ist ebenfalls drüsenlos, besitzt aber nach unten gerichtete Reusenhaare, welche sich von den weiter oben stehenden durch die starke Verdickung ihrer Wand unterscheiden, auch sind sie kürzer als jene. Zahlreiche,

*) In Benthams Abbildung ist dieser Teil aufrechtstehend gezeichnet. Bei einem aufgeweichten Schlauche nahm er die in Fig. 1, Taf. XXI wiedergegebene Lage an, und ich glaube, aus dem im Texte angeführten Grunde, dass dies die natürliche ist.

höchst wahrscheinlich honigabsondernde Drüsen finden sich auch auf der Fläche der beiden Blattflügel. Da diese im oberen Teile des Blattes dicht aufeinander liegen, so haben die Drüsen hier eine sehr geschützte Stellung. Übrigens befinden sich auch auf der Aussenseite des Schlauches wie bei Sarracenia zahlreiche Drüsen.

Ausser den eben beschriebenen Schläuchen fanden sich zwischen ihnen am Rhizom ganz kleine, nur wenig cm lange und viel einfacher gestaltete, deren Form wohl am besten sich aus der Fig. 2, Taf. XXI ergeben wird, welche zeigt, dass der löffelförmige Anhang des Schlauches hier fehlt. Ein Querschnitt durch einen solchen Schlauch (Taf. XXI, Fig. 5) ergiebt nun, dass er auf andere Weise zustande kommt, als die grossen Schläuche. Es liegt hier nämlich ein Blatt vor, dessen Ränder eingeschlagen und mit einander verwachsen sind (oder doch fest aneinander haften), während die wirklichen Heliamphora-Schläuche, wie wir wohl, obwohl deren Entwicklungsgeschichte unbekannt ist, aus der Analogie mit Sarracenia schliessen dürfen, ebenso wie diese auf den Typus der schildförmigen Blätter zurückzuführen sind*). Ob die hier beschriebenen Gebilde dieselben sind, von denen Zipperer spricht, vermag ich nicht anzugeben. Er giebt (a. a. O. pag. 26) an: Aus einem kriechenden Rhizom erheben sich kannenartige und gewöhnliche Blätter in varierender Zahl und „die heterophyllen Gebilde“ erreichen gewöhnlich die Länge der Kannen. An dem ungefähr 30 cm langen, runden und mit Längsfurchen versehenen Blattstiel ist die etwa 6 cm breite und 8—9 cm lange Lamina ausgebildet, welche gegen die Spitze zu einem gekrümmten Nagel ausgezogen erscheint.“ Was das für Gebilde sind, ist aus der unklaren Beschreibung nicht zu entnehmen. Beobachtungen an lebenden Heliamphora-Pflanzen werden vielmehr zunächst folgende Fragen zu entscheiden haben:

1. Findet ein regelmässiges Auftreten verschiedener Blattformen statt, und welche Beziehung besteht zwischen ihnen?
2. Wo findet Honigausscheidung statt?
3. Wie entwickeln sich die Blätter?

*) Wenn man den Querschnitt eines Schlauchblattes, wie in Fig. 4, Taf. XXI betrachtet, so liegt es nahe, auch diese Form sich aus Verwachsung der eingeschlagenen Blattränder zustande gekommen zu denken, wobei die beiden Flügel auf der Schlauchoberseite dann die freigebliebenen Teile der Blattränder darstellen würden.

C. Nepenthes.

Wie Sarracenia so gehört auch Nepenthes zu denjenigen Schlauchblattpflanzen, bei denen sämtliche Blätter zu Schläuchen, resp. Kannen umgebildet sind. Scheinbar ist dies allerdings nicht bei allen Arten der Fall, und bei der Gewächshauskultur macht man oft genug die Erfahrung, dass an den Blättern keine Kannen zur Entwicklung gelangen. Dies beruht indes nur auf einer Verkümmerung der an der Blattspitze befindlichen Kannenanlage. Eine solche Verkümmerung tritt regelmässig ein bei Nepenthes ampullaria, bei der eine ganz ähnliche Arbeitsteilung der Blätter eingetreten ist, wie sie bei Utric. intermedia zu schildern sein wird. Wie bei dieser Art die Blätter ursprünglich alle blasentragend waren, nun aber die einen die Blasen, die andern die vegetativen Blatteile verkümmern lassen, so zeigt auch Nepenthes ampullaria zweierlei Blätter, zwischen denen es nicht an Übergängen fehlt. Die einen bestehen aus einer gestielten Kanne (Taf. XVIII) und diese stehen auf kurzen Zweigen auf dem Boden, bei den andern ist die Kannenanlage frühzeitig verkümmert und erscheint nur noch als bräunliches Ende eines als Ranke dienenden blattstielähnlichen Fortsatzes an der Spitze einer grossen Blattspreite. Dies ist indes ein Ausnahmefall, gewöhnlich besteht ein Nepenthesblatt aus drei Teilen: einer (meist sitzenden) Spreite die sich in einen gewöhnlich als Ranke dienenden cylindrischen Teil fortsetzt und mit einer, mit Deckel versehenen Kanne endigt. Auf die morphologische Bedeutung dieser Teile wird unten zurückzukommen sein.

Pflanzen mit so eigentümlicher und merkwürdiger Organbildung mussten früh schon auffallen, und zwar wurde, wie es scheint, zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt auf diejenige Art, welche an der westlichen Grenze des Verbreitungsgebietes, in Madagaskar vorkommt*); ein späterer Autor beschrieb die nicht weit von Colombo auf Ceylon gesammelte Nepenthes destillatoria als „planta mirabilis destillatoria“**); der Gattungsnamen rührt von Linné her.

Das Centrum des Verbreitungsgebietes liegt in Malesien, speziell ist es Borneo, welches die meisten und eigentümlichsten Arten aufzuweisen hat, von hier aus erstreckt sich das Verbreitungsgebiet westlich bis nach Madagaskar und den Seychellen, östlich nach Neu-Guinea

*) Flacourt, histoire de la grande isle de Madagascar, p. 130 (Citat nach Korthals).

**) Grimm, Ephemeridium acad. nat. curios. Ann. I, 1682.

und Australien. Einige Arten sind ziemlich weit verbreitet (z. B. Nep. ampullaria in Malakka, Singapore, Sumatra, Borneo, Neu-Guinea — hier in Formen, die Beccari als besondere Varietäten unterschieden hat), andere sind bisjetzt nur von einem einzigen Standort bekannt (so die merkwürdige Nep. Rajah vom Kina-Balu in Borneo). Der neueste Bearbeiter, Beccari*), zählt 37 Arten auf, von denen aber einige nur sehr mangelhaft bekannt sind; in englischen Gärten sind in neuerer Zeit eine grössere Anzahl von Hybriden gezogen worden.

Die Nepenthes-Arten besitzen ein kriechendes Rhizom, das im Boden wurzelt. Einige derselben sind auch Epiphyten (z. B. Nep. Veitchi, Lowii u. a.), was nicht wundernehmen kann, da dieselben der feuchten Bergregion angehören; entweder also können die kleinen Samen von Anfang an in dem Moosüberzug der Stämme keimen, oder der Teil des Rhizoms, welcher im Boden steckte, ist abgestorben, während die Spitze an dem Baumstamme weiter gewachsen ist. Bezüglich der Höhe, in der sie vorkommen, ist bei den einzelnen Arten ein ziemlich weiter Spielraum. Einzelne gehen bis in die kühle Bergregion hinauf**), (Nepenthes Rajah und villosa bis 9000 Fuss am Kina-Balu), andere kommen in der Nähe der See vor (Nepenthes Rafflesiana, ampullaria u. a.). Ebenso verschieden sind die Ansprüche an Feuchtigkeit und Licht. Nepenthes destillatoria wächst in Ceylon vor allem auf feuchten, offenen Plätzen, wo einzelne Sträucher, an denen sie emporklettern kann, in den Grasflächen verbreitet sind; Nepenthes gymnamphora trifft man in Java in ziemlich dichtem Urwald der Bergregion bei etwa 4500 Fuss; dagegen fand Korthals die Nepenthes gracilis an der Südostküste von Borneo an trockenen, sandigen Steingründen, indes entwickelt sich auch diese Form an feuchten Standorten üppiger. Sie besitzt an ihrem Rhizom unregelmässig runde oder mehr langgestreckte Knollen, von denen wir wohl annehmen dürfen, dass sie als Wasserspeicher dienen. Über ihren Bau und ihre Entstehung ist nichts näher bekannt. Sehen wir von dem immerhin vereinzelten Vorkommen auf trockenem Boden ab, so sind die Nepenthes-Arten Bewohner sumpfiger Wälder oder der feuchten Bergregion. Und zwar sind die meisten derselben Kletterpflanzen, die oft in beträchtliche Höhe (10 m und mehr) in die

*) Beccari, rivista delle specie del genere Nepenthes, Malesia, III, 1 ff.

**) Diese Arten sind die am schwierigsten zu kultivierenden, da es bis jetzt nicht gelungen ist, die Bedingungen, unter denen sie wachsen (kühl und sehr feucht), in befriedigender Weise in der Kultur herzustellen.

Bäume hinauf steigen; der „Stiel“ der Becher scheint übrigens nicht bei allen Arten als Ranke zu funktionieren. Es ist aber klar, dass die mit Flüssigkeit zum Teil gefüllten Becher entweder auf dem Boden ruhen, oder (durch die Ranke) an eine Stütze angebunden sein müssen, wenn sie nicht umkippen sollen, falls das Blatt und der Stiel der Kanne nicht sehr massiv gebaut sind. Jedenfalls ist es ein Irrtum, wenn mehrere der neueren Autoren angeben*), dass nur die Ranken kannenloser Blätter, wie sie in der Nähe der Inflorescenz sich finden, wirklich als Ranken funktionieren. Bei der Gewächshauskultur haben die Blätter oft keine Gelegenheit, eine Stütze zu ergreifen, und die Ranken zeigen dann nicht selten eine Einrollung, wie sie auch sonst bei Ranken, welche keine Stütze ergriffen haben, eintritt. Sachs hat die

Fig. 21. Stark verkleinerte Photographie einer Nepenthes Mastersiana, unten zwei Kannen sichtbar, deren Ranken keine Stütze hatten. Die Blätter, deren Ranken die Stäbe umwunden hatten, bildeten nach kurzer Zeit Kannen, die sehr viel kräftiger waren, als die vorher vorhandenen.

*) Oudemans, de Bekerplanten, pag. 9. — Drude, a. a. O., pag. 137. — Wunschmann (über die Gattung Nepenthes, Dissertation, Berlin, 1872, pag. 5). Bezüglich der Angaben des letztzitierten Autors sei noch bemerkt, dass die Einrollung solcher Ranken, welche keine Stütze erfasst haben — was nach ihm für alle kannentragenden Ranken gelten würde — mit der aufrechten Stellung der Kannen nichts zu thun hat. Dies geht schon daraus hervor, dass auch solche Kannen, die gerade oder gar keine Ranken haben, aufrecht stehen. Der Sitz der Aufwärtskrümmung liegt an der Basis der Kannen.

Beobachtung gemacht, dass bei einigen Arten die Kannen dann sich besser ausbilden, wenn die Ranken Gelegenheit haben, eine Stütze zu erfassen, was nach einer brieflichen Mitteilung desselben hier näher angeführt sei.

„Ich habe seit 20 Jahren verschiedene Arten von Nepenthes kultiviert, anfangs vorwiegend zu dem Zweck, das Sekret der Kannen für physiologische Untersuchungen zu gewinnen. In recht missliebiger Weise machte sich dabei die Wahrnehmung geltend, dass von den oft zahlreichen Blättern nur sehr wenige ihre Kannen ausbildeten; die letzteren blieben vielmehr in einem so rudimentären Zustande, dass sie nur als unbedeutende Verdickungen am Ende der Ranken erschienen.

„Gelegentlich beobachtete ich dann, dass vorwiegend diejenigen Ranken, welche eine Stütze gefunden und diese 2—3 mal umwunden hatten, vollständig ausgebildete grosse Kannen trugen, welche reichlich Sekret enthielten. Da nun die um die Stütze gewundene Strecke der Ranke, ähnlich wie bei den rankenden Blattstielen von Solanum jasminoïdes, von den Hablitzia tamnoïdes und gelegentlich auch an den Weinranken eine beträchtliche Verdickung erfährt*), so war nicht zu verkennen, dass durch die Berührung mit der Stütze nicht nur die gewöhnliche Rankenkrümmung, sondern ein weiterer Reiz ausgeübt wird, der sich eben in dem gesteigerten lokalen Dickenwachstum zu erkennen giebt. Da es nun ferner Ranken giebt, welche durch die Ausübung ihrer Kletterfunktion zu weitgehenden histologischen Veränderungen angeregt werden, wie bei Ampelopsis quinquefolia, wo die nichtbefestigten Ranken bekanntlich bald absterben, die funktionierenden aber dick und holzig werden, so kam ich auf den Gedanken, auch die Ausbildung der Kanne des Nepenthesblattes könne wohl eine sekundäre Wirkung des Windens der Ranke sein, also eine Reizwirkung.

„Ich liess daher seit ungefähr acht Jahren in einem unserer Warmhäuser eine grössere Zahl von Exemplaren einer der gewöhnlichen hybriden Nepenthen mit 10—11 cm langen Kannen in Erde kultivieren, und den Raum von ungefähr 1 m Höhe, Breite und Länge, in welchem sich die Sprosse verbreiten sollten, mit sehr zahlreichen

*) Bei den im Marburger Garten gezogenen, sehr üppig wachsenden Exemplaren (in vielen Gärten sind die Nepenthes halb verhungert, sie bedürfen, wie alle raschwüchsigen Pflanzen, kräftige Nahrung) war diese Verdickung besonders auffallend bei N. Mastersiana.

starken Bindfäden nach allen Richtungen hin kreuz und quer durchspannen, so dass den Ranken Gelegenheit geboten war, überall Stützen zu finden. Das Ergebnis war im Laufe der Jahre, wo die Pflanzen wiederholt verjüngt und erneuert wurden, immer dasselbe: fast alle Ranken, welche einen Bindfaden umschlungen hatten, brachten ihre Kannen zur vollen Entwickelung, während von den nichtgewickelten, freischwebenden Ranken nur sehr wenige eine kräftige Kanne trugen. Es handelt sich hier um hunderte von Kannen, so dass das Resultat kein zufälliges sein kann.

„Die Nepentheskannen werden infolge eines inneren, immanenten Wachstumsgesetzes der Pflanze angelegt und bis zu einem gewissen Grade entwickelt; ihr Wachstum steht aber meistens still, wenn nicht noch ein äusserer Anstoss das Wachstum weiter anregt und kräftigt, und dieser liegt in dem Winden der Ranke. Ähnliche Reizwirkungen sind im Pflanzenreich ja auch sonst bekannt.“ (Sachs.)

Diesen interessanten Mitteilungen sei hier nur noch die Bemerkung hinzugefügt, dass einerseits die einzelnen Arten von Nepenthes sich verschieden verhalten, indem, wie oben bemerkt, diejenigen Blätter von Nep. ampullaria, deren Ranken als Kletterorgane dienen, ihre Kannen regelmässig, auch wenn eine Stütze umwunden wird, verkümmern lassen, und dass andererseits Keimpflanzen und Stecklingspflanzen zunächst gleichfalls, ohne zu klettern, reichlich Kannen bilden. Es tritt also die von Sachs beobachtete merkwürdige Reizwirkung erst bei älteren Pflanzen gewisser, aber nicht aller Arten auf, und sie erklärt, warum bei diesen in den Gärten die Kannenbildung oft eine so kümmerliche ist. Dass dieselbe auch unterbleibt, wenn die Kulturbedingungen, namentlich die Luftfeuchtigkeit nicht zweckentsprechend geregelt sind, kann nicht wundernehmen*). Denn wie schon aus Sachs' Beobachtungen hervorgeht, sind die äusseren Bedingungen für die Entwicklung der Kanne und die des spreitenförmigen Teiles des Blattes nicht dieselben; wurde doch oben auch für einige Sarracenia-Arten die Thatsache angeführt, dass bei den späteren Blättern des Jahrestriebes regelmässig die Kanne verkümmert, während der breite Flügel derselben sich sogar stärker als an den kannentragenden Blättern ausbildet.

Ehe auf die Frage nach der morphologischen Bedeutung der

*) In einem der grössten botanischen Gärten sah ich eine Nepenthes-Sammlung, deren Pflanzen keine einzige Kanne besassen.

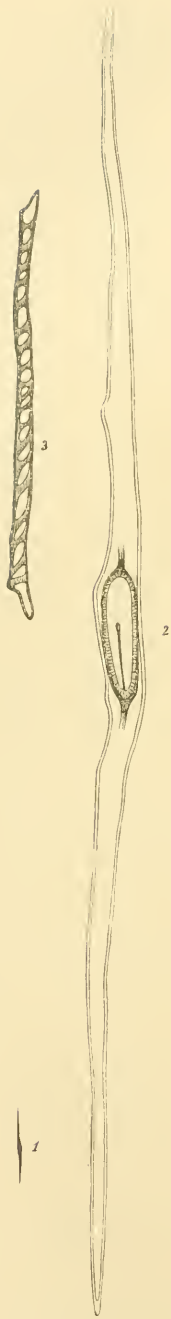


Fig. 22.

Kannen und der übrigen Blattteile, sowie nach dem Baue der ersteren näher eingegangen wird, wird es geraten sein, die Entwicklung, vom Samen ausgehend, zu verfolgen.

Die Nepenthes-Samen sind sehr leicht und klein (vgl. Fig. 22, 1), sie besitzen zwei langgestreckte Anhängsel, welche, wie der Längsschnitt (Fig. 22, 2) zeigt, der äusseren Samenschale angehören und mit Luft erfüllt sind, ähnlich wie solche Luftsäcke sich auch bei den Samen vieler Orchideen in der Samenschale finden. Beccari (Malesia I, pag. 207) giebt an, dass das Gewicht eines Samens von Nepenthes phyllamphora im Mittel zu 0·000 035 Gr. ermittelt wurde, es ist also klar, dass derartige Samen durch den Wind sehr leicht werden verbreitet werden können.

Die äussere Schicht der Samenschale wird von einer einzigen Zelllage gebildet, deren Zellen dadurch ausgezeichnet sind, dass sie gelbliche Verdickungsleisten auf ihrer Aussenseite besitzen (Fig. 22, 3). Der Embryo liegt in einem wenig umfangreichen, in Fig. 22 schraffierten Endosperm.

Bei der Keimung treten, wie oben erwähnt, nach den Kotyledonen sofort Schlauchblätter auf (Fig. 23), welche aber in ihrer Form von derjenigen der später auftretenden bedeutend abweichen, wobei wir von den Grössenverhältnissen hier ganz absehen. Es findet sich nämlich bei den primären Schlauchblättern weder eine Ranke, noch der breite, einer Blattspreite gleichende Teil, sondern der Schlauch nimmt das ganze Blatt ein, mit Ausnahme eines unbedeutenden Basalteiles, der dem Blattgrunde

Fig. 22. Nepenthes sp. (melamphora) (Gunung Goentoer, Java, colleg. Dr. G. Karsten.) *1* Samen in nat. Grösse. *2* Längsschnitt eines Samens, 19 mal vergrössert. Zwischen äusserer und innerer Samenschale ein grosser, lufthaltiger Raum. Das Endosperm ist schraffiert, der Embryo weiss gelassen. *3* Zelle der Samenschale, 120 mal vergrössert.

entspricht. Der Schlauch zeigt auch jetzt schon einen kleinen Deckel, der aber, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, nicht das Ende der zum Schlauche umgebildeten Blattanlage ist. Dieses wird vielmehr dargestellt durch eine kleine Spitze (*Sp*, Taf. XXI, Fig. 6, 8) an der Aussenseite des Deckels. Der letztere ist mit borstigen Haaren versehen, die an ihrem Ende gewöhnlich eine Drüse tragen; dieselben Organe finden sich auch an den beiden schmalen, flügelförmigen, unten direkt in den Blattgrund übergehenden Flügeln*), welche vorne am Schlauche stehen, Flügel, welche an den Schläuchen älterer Pflanzen bei manchen Arten (z. B. bei Nepenthes Rafflesiana Fig. 24), oft recht bedeutende Dimensionen erreichen. Etwas ältere Keimpflanzen haben eine grundständige Kannen-Blattrosette gebildet, und gleichen so im Habitus den Sarracenien. Die Schlauchblätter aber verändern allmählich ihre Gestalt, und zwar ist es der zwischen

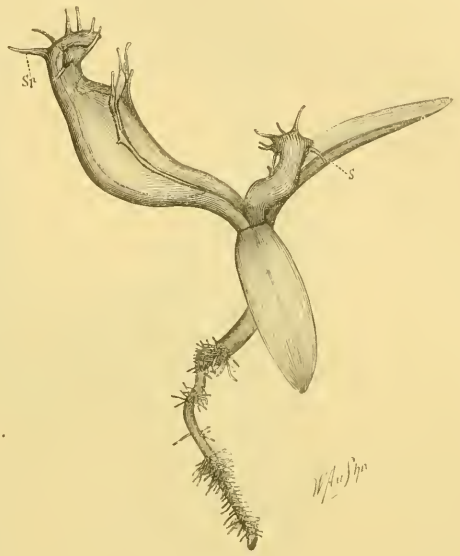


Fig. 23. Nepenthes sp. (Java, Keimpflanze, welche ausser den zwei flachen Keimblättern zwei Schlauchblätter zeigt. Die Spitze derselben ist mit *Sp* (bei dem jüngeren rechts mit *S*) bezeichnet.

*) Bei den von Hooker und Dickson beschriebenen Keimpflanzen konvergieren diese Flügel nach oben und sind hier durch eine, ebenfalls mit Haaren besetzte Querlamelle verbunden. Dies ist bei den oben beschriebenen Keimpflanzen nicht der Fall, die Flügel sind wie bei den erwachsenen Schläuchen von einander getrennt, was ich hier anführe, weil der bei einigen Arten stattfindende Zusammenhang der Flügel von einigen Autoren besonders betont worden ist, während ich ihn als ganz nebensächlich betrachte. Bei den von Bischoff beschriebenen Keimpflanzen von Nepenthes destillatoria liegen die Verhältnisse der Abbildung nach ebenso, wie bei den oben beschriebenen Keimpflanzen (vgl. Bischoff, Lehrbuch der Botanik, Taf. XI, Fig. 265). Schon dieser Autor hat, wie später Hooker, auf die Ähnlichkeit hingewiesen, welche zwischen den Schlauchblättern der Sarracenien und denjenigen der Nepenthes-Keimpflanzen besteht.

dem Schlauch und der Anheftungsstelle des Blattes gelegene Teil, der Blattgrund, welcher eine Grössenzunahme erfährt und sich zu einer grünen Blattfläche gestaltet; die Flügel des Schlauches setzen sich aber noch direkt in den Blattgrund fort. Allmählich aber setzt sich der Schlauch schärfer von dem Blattgrund ab, indem der Blattgrund nicht mehr mit gleichmässiger Breite in den Schlauch übergeht, sondern sich unterhalb des Kannenansatzes verschmälert. So ist es bei den Kannenblättern der in Fig. 25 abgebildeten Keimpflanze. Aber die Einschnürung des Blattgrundes ist hier noch flach, und von einer, mehr

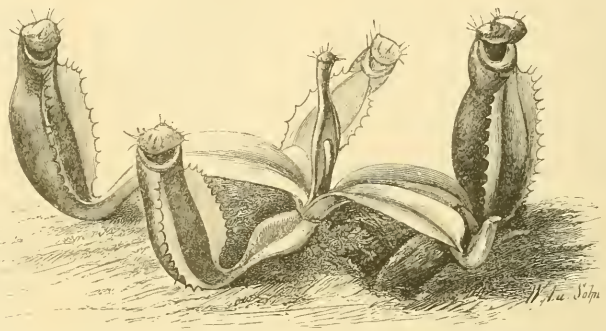


Fig. 25. Nepenthes sp. (Goenoeng Guntur, Java.) Keimpflanze (M. G.), zweimal vergrössert. Die ersten Primärblätter sind nicht mehr vorhanden, die folgenden zeigen noch keine „Ranke".

oder weniger cylindrischen Ranke ist noch nichts vorhanden. Immerhin lassen die einzelnen Teile des späteren Blattes sich hier schon unterscheiden. Denken wir uns den Blattgrund stark vergrössert, die schmale Stelle desselben zur Ranke verlängert, so erhalten wir die Teile, wie sie an späteren Kannenblättern sich vorfinden. Die Ranke ist zunächst noch nicht für Berührung reizbar und dient nur als Träger des Schlauches, speziell auch seiner Aufrichtung. Der verbreiterte Blattgrund aber stellt eine assimilierende Blattfläche dar. Der Entwicklungsgang der Keimpflanzen giebt nun auch, wie früher schon hervorgehoben wurde*), einen Anhaltspunkt für die Beurteilung des morphologischen Aufbaues der Kannenblätter. Dieselben schliessen sich denen von Sarracenia (abgesehen von dem Deckel) an, ursprünglich wird zu ihrer Bildung die ganze Blattanlage, mit Ausnahme eines kleinen, basalen Teiles des Blattgrundes

*) Goebel, Über die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889, pag. 38.

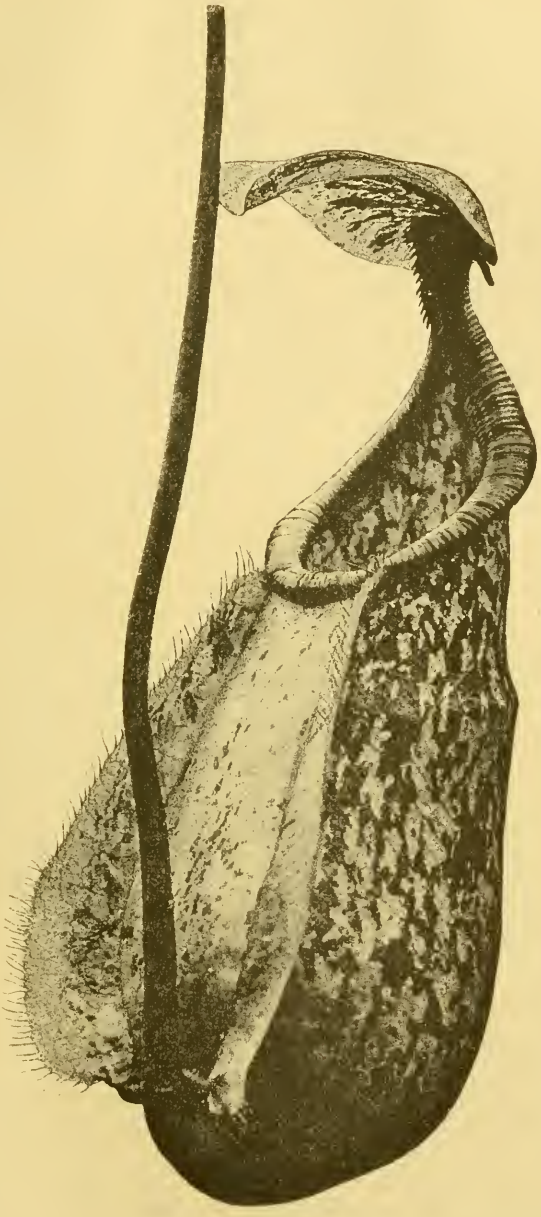


Fig. 24. Kanne von Nepenthes Rafflesiana, natürl. Grösse. B. G. M. phot.

verwendet. Nachträglich erfährt dieser eine beträchtliche Verlängerung, und wird die Ranke eingeschoben. Andere Auffassungen scheinen mir dem Sachverhalt weniger zu entsprechen. So hat man den Deckel teilweise für die eigentliche Blattspreite gehalten (Korthals), die Kanne und das Übrige dem Blattstiel zugerechnet. Diese Ansicht ist aber unhaltbar, wie schon aus der unten mitzuteilenden Entwicklungsgeschichte hervorgeht.

Ebensowenig zutreffend erscheinen mir die schon von früheren Autoren*) gemachten und in neuerer Zeit wieder aufgenommenen Versuche, das Schlauchblatt von Nepenthes aus einem zusammengesetzten Blatt abzuleiten. So soll nach Bower der Deckel der Nepenthes-Schläuche aus zwei Fiederblättchen verwachsen sein, weil derselbe teilweise (aber keineswegs überall) eine Einbuchtung in der Mitte zeigt, und ein anderer Autor nimmt sogar an, dass das Nepenthesblatt aus 3, 4 oder 5 Paaren von Fiederblättchen zusammengesetzt sei; die dafür angeführten Gründe sind aber so wenig stichhaltig, dass sie hier übergangen werden können. Auch die Ansicht von Hooker, dass die Kanne nur ein Anhängsel am Blatte, gewissermassen eine riesig entwickelte Drüse darstelle, ist, wie schon die Gestaltung der Blätter bei den Keimpflanzen zeigt, eine unhaltbare. Vielmehr wurde von mir früher schon darauf hingewiesen**), dass die Gestaltung der Schlauchblätter in allen untersuchten Fällen eine sehr übereinstimmende ist, und sich nahe an die der schildförmigen Blätter anschliesst. Zu ihrer Bildung wird der Teil der Blattanlage verwendet, welcher bei anderen Blättern zur Blattspreite wird, was bei Cephalotus besonders deutlich hervortritt; wie hier das Schlauchblatt flügelförmige Auswüchse besitzt, so auch (nur in anderer Zahl und Verteilung) bei Nepenthes und Sarracenia; in allen Fällen sind diese Flügel nachträglich entstandene Wucherungen.

*) So von Chr. Morren, bulletin de l'acad. de Bruxelles, t. V. 1838, Don, annals of nat. history 1841, p. 218 (Citat nach Faivre). Was die oben angeführte Ansicht Bowers über den Deckel der Kanne anbelangt, so ist hervorzuheben, dass nicht jede Einbuchtung an einem Blattrande als Anlage einer Gliederung des Blattes betrachtet werden kann. Es wäre dazu, da die Entwicklungsgeschichte für Nepenthes selbst zu einer solchen Auffassung keinen genügenden Anhaltspunkt bietet, die Kenntnis einer verwandten Form mit gegliederten Blättern notwendig.

**) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, Schenks Handbuch, III, 1, pag. 236 ff.

Die Entwicklungsgeschichte wurde an Schlauchblättern der Keimpflanze verfolgt. Fig. 6 auf Taf. XXI zeigt ein junges Schlauchblatt von oben gesehen. *Sp* ist die Spitze der Blattanlage, die an der Schlauchbildung nicht teilnimmt. Unterhalb derselben ist eine Wucherung entstanden (*D*), welche zum Deckel wird. Dieser ist also ein Auswuchs der Blattoberseite, der erst später bei dieser Art eine seichte Einkerbung zeigt; Fiederblättchenbildung wird hier um so weniger angedeutet sein, als wir auf der Oberseite von Blattanlagen entstehende Fiederblättchen bis jetzt überhaupt nicht kennen. Der Schlauch ist hier, und ebenso in dem in Fig. 7, Taf. XXI abgebildeten jungen Schlauchblatte als Vertiefung der Blattoberseite angelegt, dem Deckel entspricht eine Wucherung weiter nach unten, die zu einer Schlauchwand sich gestaltet. Neu gegenüber den Schläuchen von Sarracenia ist eben nur das Auftreten des „Deckels“. Bei weiterem Wachstum vertieft sich die Kanne, und es entstehen an ihr die flügelförmigen Auswüchse, der unterhalb der Kanne gelegene Teil, der Blattgrund*), bleibt bei dem Schlauchblatt der Keimpflanze klein, während er bei den späteren Blättern mächtig heranwächst; in der Seitenansicht (Fig. 8, Taf. XXI) tritt übrigens auch schon hervor, dass die Kannenanlage etwas oberhalb des scheidigen Blattgrundes aufhört, so dass also durch interkalares Wachstum zwischen Kanne und Blattgrund leicht ein Stück eingeschaltet werden kann.

Bei vielen Nepenthes-Arten besteht eine Verschiedenheit in der Gestalt und Grösse der Schläuche im unteren und oberen Teile der Pflanze, eine Verschiedenheit, die so gross sein kann, dass auf die Schläuche einer und derselben Art sogar die Aufstellung zweier verschiedener Arten begründet wurde. Die ersteren pflegen kürzer und breiter zu sein als die später auftretenden, und vor allem haben sie gewöhnlich viel breitere seitliche Flügel als die letzteren, bei denen

*) Es ist selbstverständlich und früher auch ausdrücklich von mir betont worden, dass eine scharfe Abgrenzung von Blattgrund, Stiel und Spreite vielfach nicht möglich, und bei ganz ungegliederten Blättern ohnehin ausgeschlossen ist. Bei Nepenthes zeigt die Entwicklungsgeschichte (wozu ja auch die Keimungsgeschichte gehört), deutlich den Gang der Ausbildung des Blattes. Wie oberflächlich bei derartigen Fragen geurteilt wird, zeigt z. B. die Bemerkung von Wunschmann (a. a. O. pag. 11): „Ausserdem aber dürfte ein Unterschied zwischen petiolus und lamina — will man einen solchen einmal machen — nur in der relativen Lage dieser Teile zum Erdboden zu suchen sein, indem für den Blattstiel eine mehr vertikale (sic!), für die Blattspreite eine mehr horizontale Richtung die Regel ist.“

diese Organe oft bis zum Verschwinden reduziert sind. Diese Verschiedenheit tritt bei kultivierten Pflanzen deshalb meist nicht hervor, weil die Gärtner, sobald die Nepenthes-Schläuche lang und dünn werden, die Pflanzen abzuschneiden und zu Stecklingen zu verwenden pflegen. Dies geschieht auch deshalb, weil junge Pflanzen sehr viel leichter schöne Schläuche in der Kultur hervorbringen, als ältere. Es ist also nicht zu vergessen, dass die Gewächshausexemplare meist durchaus ungeeignet sind, über die Wuchsverhältnisse der Nepenthes Auskunft zu geben. Dass gegen die Blütenregion hin die Schlauchbildung ganz aufhört, wurde schon angeführt und auch hervorgehoben, dass dies bei Nep. ampullaria schon viel früher der Fall ist, die auf kurzen Seitenzweigen des kriechenden Rhizoms stehenden Schläuche (Taf. XVIII) zeigen uns statt des spreitenähnlichen Teiles in der That nur einen kurzen scheidenförmigen Blattgrund, von dem aus alle Übergänge bis zu einem Schlauchblatt mit wohlentwickelter Blattfläche führen.

Vergleicht man die Schläuche der verschiedenen Arten mit einander, so stellt sich eine ziemliche Mannigfaltigkeit in Gestaltung und Grösse heraus. Die auf Taf. XVIII abgebildeten Schlauchblätter von Nep. ampullaria sind annähernd tonnenförmig, andere gleichen mehr einem langgestreckten Cylinder, besonders eigentümlich sind die trichterförmigen Schläuche von Nep. Bongso und die von Nep. Lowi, welche eine sehr breite Mündung haben, unterhalb deren eine trichterförmige Verengerung dann wieder in den breiten sackförmigen unteren Teil führt.

Nicht minder verschieden ist auch die Farbe, wobei man sich auch wird hüten müssen, unsere vielfach bei ungenügendem Lichtzutritt gezogenen Gewächshausexemplare als Norm zu betrachten. Manche Arten haben grüne Becher, bei anderen tritt eine lebhafte Färbung ein, so sehr, dass die Javanen die Schläuche für Blüten halten. Eine dieser lebhaft gefärbten Arten ist Nepenthes Rafflesiana (Fig. 25), welche mit zahlreichen purpurroten Flecken versehene Schläuche besitzt; diese lebhafte Färbung (welche oben auch für Sarracenia und Darlingtonia erwähnt wurde) ist auch in der Photographie noch erkennbar. Dass die Schläuche dadurch von weitem schon sichtbar sind und sich von den grünen Blättern abheben, ist klar, und es wird dies auch bei denjenigen eintreten, welche eine mehr gleichmässig purpurrote Färbung aufweisen, oder denjenigen einer Art in Borneo, von der Burbidge erzählt: „Beim Höhersteigen

führte unser Pfad durch einen Gürtel grosser Bambusen, und hier fanden sich zwei Arten von Nepenthes. Eine war die Art mit langen, grünen, purpurn gefleckten Schläuchen, die andere eine hochwüchsige Art mit herrlichen weissen Schläuchen von zierlicher Wasserkannenform, durchsichtig wie Eierschalen-Porzellan, und sehr hübsch scharlachrot gefleckt, ganz abweichend von den sonstigen Arten. Sie wuchs an beiden Seiten des Pfades und kletterte an den Bäumen 40—50 Fuss hoch hinauf." — An der Färbung nimmt auch der Randkragen (s. u.) nicht selten teil, besonders auffallend bei N. albomarginata, wo „der glänzend braune Randkragen von einem breiten, weissen, samtartigen Rande umgrenzt ist." Was die Grösse anbelangt, so variiert die Länge der Schläuche etwa von 5 cm (N. ampullaria, Bongso kleine Kannen) bis zu etwa 40 cm (N. Edwardsiana, Rafflesiana, villosa). Mit den grössten Inhalt haben wohl die Schläuche von N. Rajah, einer der eigentümlichen, auf dem Kina-Balu in Borneo wachsenden Formen. Sie sind zwar nicht besonders lang (etwa 25—30 cm), aber sehr weit (ca. 12 cm), und sind, wie Hooker bemerkt, geräumig genug, dass auch kleine Vierfüssler oder Vögel in dem Kanneninhalt ertrinken können. Indes scheinen sie doch auch nur kleine Tiere zu fangen. Wenigstens ist in den Berichten der Reisenden, welche Gelegenheit hatten, an Ort und Stelle diese merkwürdige — in der Kultur bis jetzt nur recht mangelhaft gedeihende — Pflanze zu sehen, nur von Insekten die Rede. So sagt Burbidge dgl. (a. a. O. p. 279): „Diese riesigen Urnen (von N. Rajah auf dem Kina-Balu in Borneo) waren grösstenteils mit Regenwasser angefüllt, in welchem sich die Reste von Ameisen, Käfern und anderen Insekten fanden."

Gehen wir zu der Gestaltung und dem Baue der Schläuche im einzelnen über, so ist zunächst bezüglich des „Deckels" zu bemerken, dass er nicht überall in demselben Verhältnis zu dem Schlauche steht. Bei den meisten Arten erscheint er wie bei N. Rafflesiana schief aufgerichtet, und wenn es auch eine Fabel ist, dass er die Mündung abwechselnd öffne und schliesse, so entspricht doch seine Grösse im allgemeinen derjenigen der Schlauchmündung, welche er ja auch im Knospenzustand bedeckte. Bei N. ampullaria aber ist er annähernd horizontal zurückgeschlagen (Taf. XVIII) und schmäler als die Mündung.

Letztere ist ausgezeichnet durch einen nach abwärts geschlagenen Kragen, der mit vorspringenden Längsleisten versehen und sehr glatt ist. Er findet sich bei den einzelnen Arten in verschiedener Mächtig-

keit entwickelt, relativ gross ist er z. B. bei Nep. ampullaria (Taf. XX). Die einzelnen Längsrippen des Kragens springen bei manchen Arten über den Kragenrand nach innen vor (so z. B. bei N. Rafflesiana, Fig. 26). Besonders auffallend ist N. bicalcarata dadurch, dass die obersten dieser beiden Kragenzähne zu starken, nach abwärts gerichteten Haken entwickelt sind (Fig. 26). Man hat vermutet, diese Hakenzähne sollten grossen, im Schlauch gefangenen Insekten das Entrinnen unmöglich machen. Das ist aber nach der Lage der Zähne ganz unmöglich, sie stehen viel zu weit oben. Burbidge*) erzählt, in den Wäldern Borneos lebe ein kleines, rattenähnliches, insektenfressendes Tier (Tarsius spectrum). „Dieses besucht die Schläuche von Nepenthes Rafflesiana und leert dieselben, nicht aber die von N. bicalcarata, denn die scharfen Sporen sind so angebracht, dass der „tarsius“ sicher von denselben — und zwar recht scharf — gefasst und gestochen wird, wenn er seinen Kopf unter den Deckel bringt, um in das Innere des Schlauches zu sehen.“ Dass in der That in den Schläuchen der Insektivoren Insekten oft in solcher Menge sich anhäufen, dass sie insektenfressende Tiere anziehen, wurde oben schon für Sarracenia hervorgehoben. Für N. bicalcarata wären weitere Beobachtungen im Vaterlande der Pflanze erwünscht. Es ist diese Art auch dadurch merkwürdig, dass sie stets von Ameisen bewohnt ist. „Der Stiel der unteren taschen- oder ampullaförmigen Schläuche ist angeschwollen und hohl,“ — Ameisen gelangen, indem sie ein Loch bohren, in die Höhlung und bilden so Kolonieen in den alten und trockenen Schläuchen, und besuchen

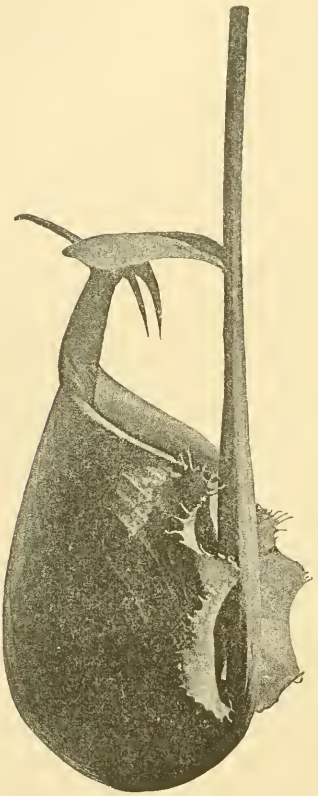


Fig. 26. Nepenthes bicalcarata. Kleine Kanne, phot. B. G. M.

*) Gardeners Chronicle 1880, pag. 201.

beständig die jüngeren, um Futter und Wasser zu suchen, da die frischen Schläuche stets eine mannigfaltige Sammlung von toten und in Zersetzung begriffenen Insekten der verschiedensten Arten enthalten. Auch diese Art klimmt 50—60 Fuss hoch in die Bäume hinauf. Die schönsten Schläuche aber bilden sich von Seitensprossen des auf dem Boden liegenden Stammes, der mit Moos, toten Blättern etc. bedeckt ist, die Schläuche sind rot gefärbt. Möglich, dass die Ameisen ihnen zum Schutze dienen, oder ebenfalls insektenfressende Tiere an der Beraubung des Schlauchinhalts verhindern. Auch hierüber müssen erst weitere Beobachtungen an Ort und Stelle Auskunft geben.

Das Innere der Nepenthes-Schläuche zerfällt in zwei Zonen, welche man leicht schon mit blossem Auge unterscheiden kann, ja die sogar schon bei Betrachtung des Schlauches von aussen teilweise sich unterscheiden lassen; sowohl bei N. Rafflesiana (Fig. 24), als bei der in Fig. 21 abgebildeten Nep. Mastersi springt der Teil, welcher die untere Zone enthält, auch nach aussen mehr vor, als der andere, obere. Übrigens giebt es auch Arten, bei welchen eine solche Differenzierung des Schlauchinnern in zwei Zonen, die Drüsenzone und die Gleitzone, nicht vorkommt, sondern das ganze Schlauchinnere mit den charakteristischen, unten zu erwähnenden Drüsen besetzt ist. Dies ist der Fall bei Nep. ampullaria und (worüber mir keine eigenen Erfahrungen vorliegen) bei Nep. Hookeri; es scheint, dass bei denjenigen Nepenthes-Arten, deren Keimpflanzen bekannt sind, die ersten Schlauchblätter sich ebenso verhalten, wie die später auftretenden, wenigstens war es so bei den oben beschriebenen Keimpflanzen der javanischen Nepenthes-Art, deren erste Schlauchblätter schon eine Gleit- und eine Drüsenzone zeigten, und ebenso bei den von Dickson beschriebenen Keimlingen einer hybriden Nepenthes. Wenn Hooker von den jungen Pflanzen einer unbestimmten Art aus Borneo angiebt, dass die ganze Innenfläche der Schlauchblätter als Drüsenzone ausgebildet war, so ist wohl anzunehmen, dass dies auch bei den späterhin auftretenden Schläuchen dieser Art der Fall ist.

Die beiden Zonen sind übrigens nicht nur daran zu erkennen, dass die zahlreichen Drüsen der Drüsenzone als dunklere Punkte hervortreten, sondern auch an der verschiedenen Färbung. Die Gleitzone hat einen weisslichen, von einem Wachsüberzug herrührenden Schimmer, welcher der Drüsenzone fehlt. Ja in einigen Fällen weist die erstere sogar eine lebhafte Färbung auf, die besonders auffällt

dann, wenn die Aussenseite der Schläuche unscheinbar grün ist; so ist es z. B. bei N. Khasyana (resp. der im hiesigen Garten unter diesem Namen kultivierten Art).

Nach dieser allgemeinen Orientierung sei der Bau der Schläuche im Folgenden kurz näher geschildert; wir übergehen dabei die mehr nebensächlichen Dinge, wie die Behaarung, welche bei manchen Arten vorkommt, und offenbar je nach dem Standorte eine mehr oder minder starke sein kann. Auch die auf der Aussenseite der Schläuche befindlichen Drüsenhaare (vgl. Fig. 8, Taf. XXI) dürften mit der Funktion derselben direkt nichts zu thun haben, sie sind braun und abgestorben, ehe der Schlauchdeckel sich von der Mündung abhebt.

Wichtiger sind andere Drüsen. Bei Schilderung der Sarracenia-Schläuche wurde hervorgehoben, dass dieselben Honigdrüsen besitzen, und dass diese namentlich am Schlaucheingange sich finden. Dies gilt auch für Nepenthes. Zahlreiche Arten dieser Gattung besitzen auf der Unterseite des Deckels Drüsen in Form kuchenförmiger Zellkörper, ähnlich denjenigen, welche in der Drüsenzone des Schlauches sich finden. Dass diese Drüsen eine süssschmeckende Substanz absondern, davon kann man sich durch die Zunge leicht überzeugen (so z. B. bei N. gracilis, Rafflesiana, Khasyana, phyllamphora); ohne Zweifel wird das Sekret von kleinen Tieren aufgesucht werden, welche dabei sehr leicht in die Kanne hinabfallen können. Einige Arten, wie N. ampullaria, ferner die Keimpflanzen der N. melamphora (s. o.) entbehren übrigens die Honigdrüsen auf dem Deckel, dagegen treten sie bei älteren Pflanzen der letztgenannten Art auf. Bei Nep. ampullaria ist in Betracht zu ziehen, dass hier der Deckel zurückgeschlagen ist, und dass ferner die Kannen auf dem Boden aufliegen, wo sie oft dicht gedrängt stehen, so dass kriechende Insekten ohnedies sehr leicht in die Kanne gelangen können. Auch bei dieser Art aber finden sich Honigdrüsen an dem untern Rande des charakteristischen Mundbesatzes. Dieser letztere hat dreierlei Funktionen zu erfüllen. Einmal steift er die Eingangsöffnung aus, und dies wird besonders wirksam da der Fall sein, wo der Mundbesatz sowohl nach innen, als nach aussen entwickelt ist (vgl. den Längsschnitt Fig. 7, Taf. XXII), also nicht nur einfach von dem eingestülpten Kannenrande gebildet wird. Zweitens dient der Mundbesatz als Gleitfläche. Er ist sehr glatt, und dazu kommt, dass die Honigdrüsen, durch welche der Kragen zugleich als Anlockungsfläche dient, am unteren Ende des-

selben sich befinden, resp. dort ausmünden. Ich habe mich bei verschiedenen Arten davon überzeugt, dass diese, bei allen untersuchten Formen angetroffenen Drüsen wirklich Honigdrüsen sind. Sie sind in das Gewebe versenkt, je eine Drüse zwischen einer der hervorragenden Rippen des Kragens (vgl. den Querschnitt Fig. 6, Taf. XXII), und münden nicht frei nach aussen, sondern in eine Grube, eine Einsenkung des Kragenrandes. Es wird durch diese geschützte Lage der Drüsen wohl das Ausgewaschenwerden durch den Regen etc. verhindert, resp. erschwert. Die Kleinheit der Honigdrüsen ist übrigens, wie mir scheint, mit ein Grund dafür, dass man in den Nepenthes-Schläuchen nur kleine Insekten antrifft.

Die auf den Kragen folgende Gleitfläche zeichnet sich aus durch ihre Wachsabscheidung, und besitzt häufig einen eigentümlich opalisierenden Glanz. Drüsen sind hier keine vorhanden, wohl aber eine Anzahl kleiner, halbmondförmiger Zellen, die etwas über die anderen vorspringen (Fig. 1 auf Taf. XXII; die Figur ist durch ein Versehen des Lithographen nicht in richtiger Stellung wiedergegeben, die konvexe Seite der Halbmonde sollte nach oben stehen). Es ist nicht mit Sicherheit zu sagen, was die Funktion dieser Gebilde sein mag. Mit der Wachsausscheidung, als deren Sitz man sie betrachtet hat, haben sie nichts zu thun. Möglicherweise stehen sie mit dem Gasaustausch in Beziehung, wenigstens wird Luft unter den halbmondförmig vorspringenden Zellen festgehalten.

Die Drüsenzone der Schläuche trägt zahlreiche kuchenförmige Drüsen, welche bei älteren Schläuchen in einer Vertiefung der Oberfläche stehen, und zwar derart, dass sie vom oberen Rande der Grube überdacht werden (Taf. XXII, Fig. 9). Es wird sich dabei wohl weniger um einen Schutz der Drüsen handeln (etwa gegen Austrocknung), als um eine Einrichtung, wie wir sie bei den Reusenhaaren der Sarracenieen angetroffen haben. Es wird durch diese Überdachung der Drüse von oben her einem Insektenfusse unmöglich gemacht werden, an der Drüse einen Stützpunkt zu finden, nebenbei mögen auch, wenn der flüssige Inhalt des Bechers etwa austrocknet, zunächst kleine Wassermengen kapillar hier festgehalten werden.

Die Menge dieser Drüsen ist eine sehr bedeutende. Die Grösse derselben nimmt gewöhnlich von oben nach unten zu. Sie gleichen den Digestionsdrüsen der Droseraceen insofern, als auch sie aus einer kuchenförmigen Drüse (die aus zwei oder mehr Zelllagen besteht) und einer Mittelschicht bestehen, deren Aussen- und Radialwände

cutikularisiert sind. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese Drüsen die Flüssigkeit ausscheiden, welche in den Nepenthesbechern abgesondert wird. Dieselbe findet sich schon in ungeöffneten Bechern, und erscheint auch in entleerten wieder. Eine Ausscheidung durch die Epidermiszellen des Schlauchinnern hindurch ist um so unwahrscheinlicher, als dieselben ziemlich dicke Wände haben. Ausserdem steht jede Drüse über einem Nerven oder dessen Auszweigung.

Das Sekret der Urnen ist, wenn es in geringerer Menge auftritt, von etwas schleimiger Beschaffenheit, worauf hier vorläufig hingewiesen sein mag, jedenfalls sind auch organische Verbindungen in ihm enthalten. Über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Ausscheidung ist kaum etwas Brauchbares bekannt. Rumpf hatte geglaubt, bei Nacht sei die Ausscheidung eine stärkere als bei Tage. Korthals führte dagegen diese Wahrnehmung auf die nächtliche Taubildung zurück. Er leerte abends Nepenthesbecher und schloss einige mit Papierhütchen, am folgenden Morgen war in allen Flüssigkeit, in den geschlossenen am wenigsten; er fand vielmehr, dass nachts weniger abgeschieden wird als am Tage. Inwiefern aber die höhere Tagestemperatur (durch Steigerung der Wurzelthätigkeit) oder das Licht direkt dabei beteiligt sind, wäre erst näher festzustellen.

D. Cephalotus.

An Nepenthes sei hier angeschlossen eine Pflanzenform, deren Schläuche mit denen von Nepenthes eine gewisse äussere Ähnlichkeit haben, Cephalotus follicularis Lab. Sie wächst nur an einer Stelle in West-Australien (Kings Georges Sound) auf sumpfigem Boden, und wurde zuerst zu den Rosaceen gestellt*), während sie jetzt in der vielumfassenden Familie der Saxifrageen untergebracht ist.

Die Pflanze besitzt eine bodenständige Blattrosette, welche Blätter von zweierlei Gestalt hervorbringt: gewöhnliche, mit einfacher elliptischer Spreite und ziemlich langem Blattstiel versehene, und Schlauchblätter, welch letztere ebenfalls gestielt sind; gelegentlich findet man auch Mittelformen zwischen beiden**), die offenbar dadurch ent-

*) Labillardère, specimen plant. nov. holl. 2, p. 7, Robert Brown, general remarks on the botany of terra australis, botanical works I, p. 76.

**) Solche hat auch Dickson beschrieben (morphology of the pitcher of Cephalotus follicularis by Alex. Dickson, Edinburgh, bot. soc, vol. XIV, pag. 172).

stehen, dass eine Schlauchblattanlage auf früherem oder späterem Stadium ihrer Entwicklung, statt sich normal weiter zu entwickeln, sich laubblattartig ausbildet.

Die Entwicklungsgeschichte der Schlauchblätter erfolgt ganz ähnlich wie die derjenigen von Nepenthes, d. h. der Schlauch stellt — roh bezeichnet — auch hier eine Einstülpung der Blattoberseite, der Deckel eine Wucherung derselben dar. Nehmen wir Fig. 7 auf Taf. XXI zum Ausgangspunkt, so würde dieselbe im wesentlichen auch ein richtiges Bild eines jungen Cephalotus-Schlauches bieten, wenn man sich die Blattspitze, welche bei Nepenthes an der Schlauchbildung nicht Anteil nimmt, während sie bei Cephalotus in dieselbe einbezogen wird, wegdenkt. Nun wird bei der Weiterentwicklung die obere der beiden Wucherungen der Blattfläche bei Nepenthes zum Deckel (*D*, Fig. 7, Taf. XXI), bei Cephalotus aber entsteht der Deckel vielmehr aus der der Blattbasis nahe liegenden Wucherung, während der obere Teil zur Kannenanlage sich gestaltet; die Kanne ist also ursprünglich nach oben, der Deckel nach unten gerichtet, so dass erst durch ein Zurückbiegen die Kanne ihre normale Lage erreicht, wobei der Deckel nach oben steht. Wie bei Nepenthes bedeckt er die Kanne ursprünglich dicht, und wie bei noch ungeöffneten Nepentheskannen fand ich auch bei noch ungeöffneten Cephalotuskannen Flüssigkeit — teilweise in reichlicher Menge — im Innern abgeschieden. Die fertigen Cephalotuskannen zeigen den Deckel etwa in einem Winkel von 45° von der Kannenmündung abstehend. Charakterisiert sind die Kannen durch ihre Flügelleisten und ihre prachtvolle Färbung. Die Flügelleisten sind, wie bei Nepenthes, nachträgliche Wucherungen der Kannenaussenseite. Es sind deren drei vorhanden. Die eine verläuft von der Mittellinie des Schlauches von der Kannenöffnung bis zur Basis der Kanne. Die beiden seitlichen Leisten verlaufen schräg nach unten, sie keilen sich allmählich aus und sind mit der Mittelleiste je durch eine Haarlinie verbunden. Die letztere breitet sich oben in zwei Flügel aus, hat also T-förmigen Querschnitt, die beiden

Fig. 27. Cephalotus follicularis, Schlauchblatt von vorn; natürl. Grösse. M. G.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

Flügel derselben sind nach aussen, ebenso wie die seitlichen Leisten mit langen Haaren besetzt. Wie die Nepentheskannen, so besitzen auch die Cephalotuskannen an der Mündung der Kannen einen Kragen, der hier mit stark vorspringenden Leisten besetzt ist, die krallenartig in das Innere vorspringen (vgl. die in Fig. 9 auf Taf. XXIII abgebildete halbierte junge Kanne). Für Cephalotus charakteristisch ist, dass der Kragen sich gewissermassen in die Kanne hinein fortsetzt, es findet sich im Innern der Kanne ein ringförmiger, an den Kragen ansetzender Vorsprung, der, wie unten zu zeigen sein wird, die Gleitfläche enthält.

Zunächst sei noch hingewiesen auf die prachtvolle Färbung der Kannen. Der äussere Teil derselben ist bei wohl entwickelten Exemplaren tief purpurrot gefärbt, (eine Färbung, die auch von den ausgewachsenen Laubblättern vielfach angenommen wird), besonders fällt der Deckel auf, der hier, wie bei den Sarracenien, wie eine aufgesteckte Fahne den Eingang zum Schlauche bezeichnet. Auch der Deckel nimmt an der roten Färbung Anteil, ausserdem aber besitzt er noch (den „Fenstern" von Darlingtonia und Sarracenia variolaris entsprechende) durchscheinende weisse Flecke*), von denen die grösseren in drei Streifen angeordnet sind, so dass ein von der Unterseite gesehener Deckel ein sehr eigentümliches Farbenbild darbietet, während die Aussenseite desselben ziemlich unscheinbar ist. Da nun die sämtlichen Kannen im Kreise um die Laubblattrosette herumstehen, und alle die lebhaft gefärbte Unterseite der annähernd vertikal gestellten Kannendeckel nach aussen kehren, so muss eine Cephalotuspflanze ebenso auffallen, als ob sie lebhaft gefärbte Blüten trüge. Ausserdem zeigt die Deckelunterseite noch einen matt-irisierenden Glanz, An den Kragen pflegen nur die Leisten rotgefärbt zu sein. Auf der Innenseite fällt zunächst der oben erwähnte Kragen durch seine matt-weisse Farbe auf, die ganz an die erinnert, die sich am Eingang mancher Sarracenien-Schläuche, z. B. denen von Sarr. rubra findet; die übrige Innenfläche der Kanne ist grün gefärbt, mit Ausnahme zweier Längsstreifen nahe dem Grunde der Kanne (vgl. Fig. 9 auf Taf. XXIII). Was die anatomischen Verhältnisse betrifft — soweit sie hier in Betracht kommen — so sei folgendes bemerkt.

---

*) Zuweilen fliessen dieselben auch zu Streifen zusammen, überhaupt ist die Zeichnung des Deckels eine variable.

Die Epidermis der Aussenseite des Kannendeckels besteht aus flachen Zellen mit gewellten Seitenwänden. Zwischen denselben befinden sich Drüsen eingesenkt, welche vor allem dadurch von Interesse sind, dass sie ganz denselben Bau zeigen, wie die oben beschriebenen Sarraceniaceen-Drüsen. Wie diese sind sie von dem Gewebe, in welches sie eingebettet sind, durch eine cutikularisierte Haut abgegrenzt, und die Oberflächenansicht, wie sie Fig. 11 auf Taf. XXIII zeigt, stimmt ganz mit der in Fig. 10 auf Taf. XXII für Sarracenia abgebildeten überein, d. h. man sieht in der Oberansicht zwei innere, an den Enden etwas spitz zulaufende Zellen von vier äusseren umgeben, an diese 6 Zellen stossen nach innen noch zwei untere an; die zwei erst erwähnten mittleren Zellen sind wie bei Sarracenia durch ihre verdickten Aussenwände ausgezeichnet. Den Sarracenia-Drüsen gegenüber also fehlt nur ein Stockwerk von Zellen in den Drüsen, welches durch Auftreten von zwei der Oberfläche gleichgerichtet verlaufenden Wände zustande kommen würde.

Auf der Unterseite des Deckels ist eine Gleitfläche ausgebildet, gleichfalls ganz der von Sarracenia entsprechend. Das heisst, die Zellen erhalten nach unten gerichtete kurze, konische Auswüchse, welche die charakteristische Streifung (resp. Faltung) zeigen; zwischen diesen Zellen liegen gleichfalls kleine Drüsen, so dass das in Fig. 10, Taf. XXII für Sarr. purpurea gegebene Bild mit geringen Abänderungen auch für Cephalotus gelten könnte.

Die Innenfläche des Kragens ist nur als Gleitfläche ausgebildet, ebenso die Kragenfalte. Die Innenfläche der Kanne selbst lässt sich in drei verschiedenen Regionen unterscheiden:

1. Der unter dem Kragen liegende Teil (die Mittelregion der Kanne) ist ausgezeichnet durch zahlreiche Drüsen, (mit Ausnahme des obersten, unter dem Kragen liegenden Stückes), welche kaum über die Oberfläche der Kannenwand hervorragen und gegen das umgebende Gewebe durch eine verkorkte Wandung abgegrenzt sind, (woraus schon hervorgeht, dass es keine „Digestionsdrüsen“ sein können). Diese Drüsen (Taf. XXII, Fig. 14) bestehen aus einem, aus unregelmässig polyedrischen Zellen gebildeten Bauchteil und einem engeren Halsteil, dessen Zellen rechtwinklig zur Kannenwand gestrekt sind. Diejenigen Zellen des Halsteils, welche nicht unmittelbar an die Epidermis grenzen, zeigen eine eigentümliche Verdickung ihrer Wände; auf der Oberflächenansicht sind die Wände, mit denen die Zellen aneinander grenzen, ziemlich stark verdickt, aber mit Tüpfel-

kanälen versehen, indes erstreckt sich diese Verdickung nur auf die äussersten Partieen der Wände. Diese Zellen sind, wie auch Übergangsstufen lehren, nichts anderes, als die Deckelzellen der gewöhnlichen Drüsen, und die vielzelligen Drüsen (deren inhaltsreiche Innenzellen lückenlos aneinander schliessen) nichts als eine Weiterbildung der auf der Aussenseite der Kanne und der Deckelunterseite befindliche Drüsen. Sie gehören also ebenfalls dem Sarracenia-Typus an*).

2. Die beiden seitlichen, lebhaft gefärbten, polsterförmig vorspringenden Flecke zeigen besonders grosse Drüsen der genannten Art, ausserdem ist ihre kleinzellige Epidermis unterbrochen durch sehr zahlreiche Wasserspalten, welche die Eigentümlichkeit zeigen, dass aus der weitgeöffneten Spalte sich die darunterliegende inhaltsreiche Parenchymzelle vordrängt (vgl. Fig. 10 auf Taf. XXIII).

3. Der unterste Teil der Kanne ist ohne Drüsen.

Fragen wir uns, wie diese Struktur der Kanne wohl für den Tierfang angepasst ist, so ist zunächst hervorzuheben, dass in der Heimat der Pflanze ziemlich zahlreiche Tiere in den Kannen gefunden werden. Robert Brown sagt a. a. O.: „The ascidia or pitchers of Cephalotus were observed to be in general nearly half filled with a watery fluid, in which great numbers of a small species of ant were frequently found drowned; this fluid, which had a slightly tweet taste may possibly be in part a secretion of the pitcher itself, but more probably consists merely of rain water received and preserved in it.“ Dass das letztere nicht richtig ist, geht schon aus dem oben Gesagten hervor. Was die Drüsen ausscheiden, ist für Cephalotus nicht bekannt, Honigtropfen wie bei Sarracenia konnte ich hier nicht finden. Auch einen deutlichen süsslichen Geschmack konnte ich weder in der Flüssigkeit noch ungeöffneter, noch in der geöffneter Kannen wahrnehmen. Trotzdem ist es ja sehr wohl möglich, dass die Drüsen eine für Insekten anziehende Substanz aussondern, wie das schon die Analogie mit Sarracenia wahrscheinlich macht. Jedenfalls werden die Kannen, wie oben hervorgehoben, schon durch ihre Färbung auffallende Gegenstände sein, und die Flügel das Aufkriechen von Insekten an der Kanne erleichtern. Ein von dem glatten Rand herabgefallenes In-

*) Maury behauptet in seiner ungenügenden Notiz über Cephalotus eine Beziehung dieser Drüsen zu den Gefässbündelendigungen. Auf jedem dicken Flächenschnitte kann man sehen, dass eine solche nicht besteht.

sekt wird aber, auch wenn die Flüssigkeit nicht bis an die Gleitfläche reicht, keine Aussicht haben, zu entkommen, da die glänzende Innenfläche des Schlauches sehr glatt ist. Wie es mit der „Verdauung“ bestellt ist, wird später zu zeigen sein.

Aus der obigen kurzen Schilderung ergiebt sich zunächst, dass Cephalotus mit Nepenthes nur ganz äusserliche Ähnlichkeit hat, und dass der Bau der Kanne viel mehr dem des Schlauchblattes von Sarracenia sich nähert. Es sei nur erinnert an den Bau der Drüsen, welche keine „Digestionsdrüsen“ sind, sondern gegen das Blattgewebe durch eine verkorkte Lamelle abgegrenzte und mit dem Gefässbündelsystem nicht in Verbindung stehende Organe, während bei den Droseraceen sowohl, als bei Nepenthes ein solcher Abschluss der Drüse nicht stattfindet. Eine fernere Übereinstimmung besteht in der Ausbildung der Gleitfläche, welche bei Cephalotus ebenfalls in der für die Sarraceniaceen charakteristischer Weise erfolgt. Es scheint mir trotz den oben angeführten Differenzen und den im Blütenbau vorhandenen, höchst wahrscheinlich, dass Cephalotus auch systematisch den Sarracenieen sehr nahe steht. Was die erwähnten Verschiedenheiten im Blütenbau anbelangt, so kann, um nur zwei Punkte herauszugreifen, die Apetalie von Cephalotus nicht schwer ins Gewicht fallen, da unter den Sarracenieen auch Heliamphora apetal ist; wichtiger sind die Unterschiede im Bau des Gynaeceums, welches bei den Sarracenieen synkarp, bei Cephalotus apokarp ist. Indes variirt ja dieser Charakter auch innerhalb einer und derselben Familie (z. B. Nymphaeaceen). Indem ich mich damit begnüge, auf diese Frage hier hinzuweisen, sei noch bemerkt, dass die verschiedenen Gruppen von Insektivoren, mit Ausnahme der vereinzelt dastehenden Lentibularieen, wenn wir Cephalotus den Sarracenieen anschliessen, alle miteinander verwandt sind, wenigstens nach der Ansicht einiger Systematiker, welche sich von den biologischen Verhältnissen natürlich nicht haben bestimmen lassen. Grisebach und Eichler z. B. stellen die Droseraceen in die Nähe der Sarracenieen und diese in die der Nepenthaceen. Für die Frage, wie sich die „Insektivorie“ etwa herausgebildet hat, ist es offenbar von Interesse, ob die Familien, in denen sie sich findet, vereinzelt im System verteilt sind, oder miteinander verwandtschaftliche Beziehungen zeigen. Ehe auf die oben angedeutete Frage eingegangen werden kann, wird es aber nötig sein, erst einige physiologische Thatsachen zu erörtern.

E. Lentibularieen.

1. Pinguicula.

Die Besprechung der Lentibularieen sei mit dieser Gattung begonnen, weil sie die einfachsten Verhältnisse aufweist, und in ihrer vegetativen Gestaltung der mutmasslichen Stammform der ganzen Gruppe noch am nächsten steht. Vor allem ist es die einzige Gattung dieser Familie, welche, soweit wir bis jetzt beurteilen können, sich die Wurzelbildung noch erhalten hat: weder Utricularia noch Genlisea sind (soweit sie genauer untersucht sind) mit Wurzeln versehen. Wie ihre Verwandten, lebt auch Pinguicula an feuchten Standorten, teils auf moorigem Boden (Pinguicula vulgaris), teils auch zwischen Sphagnum*) und auf feuchten Felswänden (z. B. in Norwegen), ebenso wie auch Sphagnum selbst in Gegenden mit grosser Luftfeuchtigkeit und dementsprechend reichen Niederschlägen auf Felsboden wachsen kann, während es in trockneren Gegenden auf Wasseransammlungen angewiesen ist.

An einer blühenden Pflanze findet man (bei den einheimischen Arten) eine dem Boden aufliegende Blattrosette. Die dichte Zusammendrängung der Blätter ist hier ebenso durch die äusseren Verhältnisse bedingt, wie bei Drosera. Wie bei Drosera rotundifolia die Internodien des Stengels sich strecken, wenn die Pflanze in dichtem Grase oder Sphagnum wächst, so bildet auch Pinguicula, wenn es in Sphagnum eingebettet ist, einen Axenteil von der Länge, welche genügt, um den oberen Teil der Pflanze auf die Oberfläche des Sphagnumpolsters zu bringen**).

Es ist mutatis mutandis ein ähnlicher Vorgang, wie bei einem in das Holz eindringenden „Senker“ einer Mistelpflanze, der ebenfalls dem Dickenwachstum des Holzkörpers folgt. Nur ist diese Wachs-

---

*) So wächst z. B. Pinguicula villosa in Lappland ohne jede Spur erdiger Unterlage auf der Oberfläche elastisch-schwammiger Polster von Sphagnum acutifolium. Wenn aber Wichura meint (Flora 1859, pag. 419), man könnte diese Pflanze ein Schmarotzergewächs nennen, so ist dies natürlich nach der heutigen Fassung dieses Begriffes ausgeschlossen. Die heutige Gärtnerei zieht übrigens nicht wenige Pflanzen, die in der Natur nicht auf Sphagnum wachsen (z. B. Alpenpflanzen, Cypripedien und andere Orchideen), mit Vorteil in diesem Feuchtigkeit festhaltenden und dabei doch für Durchlüftung besser als (die durch Begiessen bald nachteilig veränderte) Topferde geeigneten Material.

**) Vgl. Wichura, a. a. O.

tumsregulierung hier durch innere, bei Pinguicula in ihrem Verhältnis zum Sphagnumpolster durch äussere (speziell wohl Beleuchtungs-) Verhältnisse bedingt.

Die Blätter aller mir bekannt gewordenen Pinguicula-Arten sind ungeteilt; dass sie bei den einzelnen Arten von verschiedener Form sein können, zeigt der Vergleich unserer einheimischen Arten (mit eiförmig elliptischen Blättern) mit der spanischen Pinguicula vallisneriaefolia*), welche, wie schon die Artbenennung zeigt, lange zungenförmige Blätter besitzt, deren Verhalten beim Insektenfang kennen zu lernen von Interesse wäre, wozu aber bei der Seltenheit der Pflanze zunächst wenig Aussicht vorliegt.

Aber auch an ein und derselben Pflanze tritt eine mehr oder minder ausgesprochene Verschiedenheit der Blattbildung auf. So besitzt die in dem an stattlichen Pinguicula-Arten reichen mexikanischen Hochlande wachsende Pinguicula caudata (neuerdings vielfach in Kultur) eine Rosette grosser, flacher, gewöhnlicher Laubblätter. Naht sich die Ruhezeit, so bildet sich das Ende der Pflanze zu einer Zwiebel um, bestehend aus dickfleischigen, zusammenschliessenden Laubblättern, in denen die Reservestoffe für den nächsten Trieb abgelagert sind. Es ist wohl anzunehmen, dass bei der (mir nur in getrockneten Exemplaren bekannten) Pinguicula heterophylla ähnliche Verhältnisse die Verschiedenheit der Blattbildung bedingen. Diese Art besitzt nämlich aussen elliptisch-eiförmige Blätter, die dem Boden anliegen, die inneren Blätter sind lang und schmal; zwischen beiden finden sich Übergangsformen. Die äusseren sind auch hier wohl die am Ende der Vegetationsperiode gebildeten Zwiebelblätter (welche aber den Laubblattcharakter noch nicht verloren haben). Von Interesse ist dabei, dass die mittleren, den Beschreibungen nach aufrecht stehenden Blätter im Jugendzustand ihre Spitze eingerollt zeigen. Dies ist bei vielen Utricularia-blättern gleichfalls so und hängt damit zusammen, dass die Lentibularieenblätter ähnlich wie die der Farne (bei denen dieselbe Knospenlage vorhanden ist) eine lange dauernde Weiterentwicklung der Blattspitze besitzen, worauf unten zurückzukommen sein wird. Das embryonale Gewebe der Blattspitze aber wird durch die Einrollung hier ebenso wie bei den Farnen (und Droseraceen) geschützt.

Auch unsere einheimischen Pinguicula-Arten besitzen übrigens

---

*) Webb, otia hispanica, Tab. 44.

eine Zwiebelbildung, nur dass dieselbe weniger auffallend hervortritt, als bei Pinguicula caudata, weil die Zwiebeln viel kleiner sind*). Am einfachsten sind die Verhältnisse bei nichtblühenden Pflanzen, indem hier auf die im Frühjahr und Sommer gebildete Blattrosette ohne Übergang im Centrum der Pflanze dickfleischige, hellgrüne, glatte Zwiebelschuppen sich bilden, in deren Innerem schon die Anlagen zu den Laubblättern des nächsten Jahres sich finden. Diese saugen bei ihrer Entwicklung die als Reservestoffbehälter dienenden Zwiebel (Nähr-) blätter aus, welche dann absterben. Ausserdem bilden sich in der Achsel der obersten Laubblätter noch kleine, als vegetative Vermehrungsorgane dienende Brutzwiebeln, die nur eine Länge von etwa 3 mm erreichen, im nächsten Frühjahre sich bewurzeln und zu neuen Rosetten heranwachsen können. Es ist somit die Überwinterung der Pinguicula eine ganz ähnliche, wie sie auch bei den Utricularien mit unterbrochener Vegetation unten zu schildern sein wird. Hier wie dort geht die Sprossspitze (sei es die des Haupt-, sei es die eines Seitenzweiges) in einen Ruhezustand über, während die Vegetationsorgane, welche im Laufe des Sommers thätig gewesen sind, absterben; nur werden wir sehen, dass bei Utricularia die Homologie der Vegetationsorgane eine sehr eigentümliche ist.

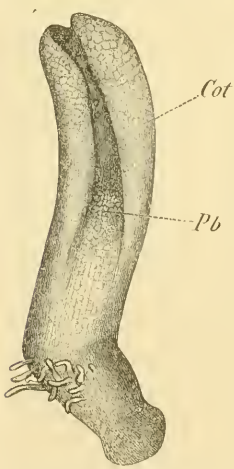


Fig. 28. Keimpflanze von Pinguicula vulgaris. *Cot* der noch eingefaltete Kotyledon, *Pb* das ihm gegenüberstehende Primärblatt. 40fach vergr.

Auch darin stimmt Pinguicula mit Utricularia überein, dass die Gestaltung des Embryo eine von dem gewöhnlichen Schema abweichende ist. Sie ist bei Pinguicula Gegenstand einiger Kontroversen gewesen, insofern man darüber stritt, ob die Embryonen zwei oder nur ein Keimblatt aufweisen. Bei Pinguicula vulgaris, der einzigen Art, welche ich daraufhin untersuchen konnte, ist unzweifelhaft letzteres der Fall, wie mir auch die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zeigte. Der Kotyledon ist mit seinen Rändern eingefaltet und oben vielfach (nicht immer) etwas ausgerandet**), so dass

*) Die Zwiebelbildung von Pinguicula ist ausführlich geschildert von Buchenau, Bot. Zeit. 1865, pag. 61 ff.

**) Auf Längsschnitten sieht es so aus, als ob zwei Kotyledonen vorhanden seien. Dies ist indes nur eine Täuschung. Was die Wurzel betrifft, so habe

man — wie dies in der That geschehen ist — daran denken könnte, er sei eigentlich aus der Verwachsung von zwei Keimblättern entstanden. Dagegen spricht aber vor allem die Entwicklungsgeschichte, welche eine einheitliche Anlegung des Kotyledons aufweist. Er entwickelt sich bei der Keimung zu einem kleinen Laubblatt, welches, abgesehen von den Grössenverhältnissen, mit den später auftretenden Laubblättern übereinstimmt. Ihm gegenüber tritt dann bald ein zweites auf, *Pb* in Fig. 29. Hier, wie bei einigen Utricularien erhebt sich die Frage, ob man dies zweite Blatt als Kotyledon betrachten soll oder nicht; indem ich auf die unten folgende Besprechung der Embryogestaltung von Utricularia verweise, möchte ich hier nur betonen, dass die Kotyledonen meiner Ansicht nach nicht Gebilde sui generis, sondern durch die Lage im Samen, die Beziehung zu anderen Organen etc. veränderte Laubblätter sind, und dass der Embryo der Lentibularieen insofern noch eine ursprünglichere Gestaltung aufweist, als bei ihm eine Umbildung der ersten Blätter noch nicht aufgetreten ist, und auch die Zahl und Stellung der ersten Blätter im Samen keine so regelmässige ist, als sonst bei der grossen Abteilung der Dikotylen, welche von der Regelmässigkeit der Anordnung der ersten Blätter ihren Namen erhalten hat*). Von den Pinguiculablättern ist bekannt, dass sie — der Knospenlage entsprechend — auch im entfalteten Zustand nach oben eingeschlagene Blattränder besitzen, was dem Gesagten zufolge auch für die Primärblätter gilt. Von sonstigen Eigentümlichkeiten kommen hier nur die Drüsen in Betracht, die eine Besprechung erheischen, weil nachgewiesen werden soll, dass im Baue der Drüsen ein der ganzen Familie der Lentibularieen gemeinsamer Typus erkennbar ist. Es

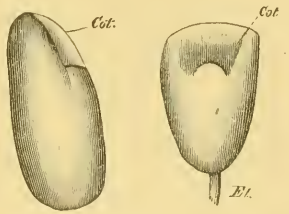


Fig. 29. Pinguicula vulgaris. Junge Embryonen, *Cot* Kotyledon, *Et* Embryoträger.

ich deren Bau nicht untersucht. Die Spitze der Hauptwurzel starb bei meinen Keimlingen unter Bräunung bald ab, es ist dies aber wohl kein normaler Vorgang.

*) Ich würde also das zweite Blatt des Pinguicula-Keimlings als dem zweiten Kotyledon entsprechend betrachten, und annehmen, dass auch bei anderen Dikotylen mit zerstreuter Blattstellung die Kotyledonen nur zusammengerückte Blätter sind. Ob Pinguic. lusitanica in der That zwei Keimblätter hat, wie A. de St Hilaire angiebt (Leçons de botanique, pag. 755) muss ich dahingestellt sein lassen.

handelt sich allgemein um Drüsenhaare, also Epidermisgebilde. Dieselben sind bei Pinguicula nicht auf die Blätter beschränkt, hier aber doch am zahlreichsten, und zwar finden sich schleimabsondernde Drüsenhaare sowohl auf der Unterseite als der Oberseite der Blätter. Am einfachsten gebaut sind die Drüsen der Blattunterseite (Fig. 30, 1, 2). Sie treten nicht über das Gewebe hervor und bestehen aus drei Teilen: einem aus (gewöhnlich) vier Zellen bestehenden Drüsen-

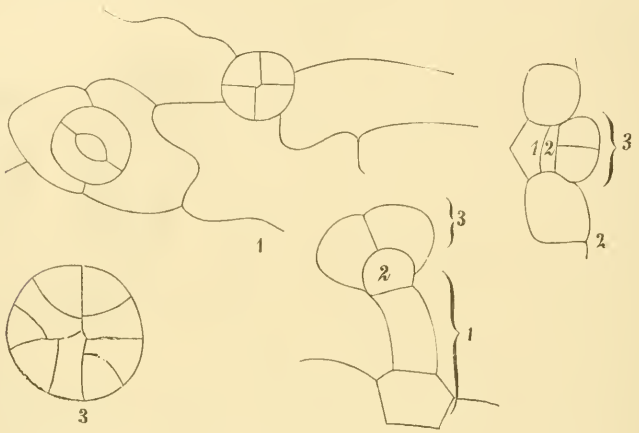


Fig. 30. Pinguicula vulgaris. *1*) Epidermisstück der Blattunterseite, eine Spaltöffnung und eine Drüse, letztere aber mit vierzelligem Köpfchen sichtbar. *2*) Querschnitt durch die Blattunterseite, welcher eine Drüse getroffen hat; *1* Stielzelle, *2* Mittelzelle, *3* Köpfchen. *3*) Kleine Drüse der Blattoberseite von oben.

kopf, einer Mittelzelle und einer Basalzelle. Auf der Oberseite des Blattes sind zweierlei Drüsen: die einen gleichen ganz denen der Blattunterseite, nur sind im Drüsenkopf noch einige Antiklinen mehr aufgetreten (Fig. 30, 3), die anderen sind langgestielt, indem die bei den anderen Drüsen kurzbleibende Basalzelle (in den Figuren mit 1 bezeichnet) zu einem langen, aus 2—4 Zellen bestehenden Stiele ausgewachsen ist. Der Drüsenkopf hat an Volumen und Zellenzahl gleichfalls zugenommen und breitet sich scheibenförmig aus, die Mittelzelle 2 aber hat ihre Wand stark vorgewölbt. Wie die Absonderung des schleimigen Sekretes am Drüsenkopf erfolgt, vermag ich nicht anzugeben. Die Analogie mit Utricularia liesse vermuten, dass es, wie dort, unter Sprengung der Cutikula auftritt. Indes habe ich — bei allerdings nicht sehr eingehender Untersuchung — diesen Vorgang hier nicht nachweisen können. Die Drüsenhaare von

Utricularia und Genlisea stimmen mit denjenigen von Pinguicula der Hauptsache nach durchaus überein. Wie bei den Droseraceen, so lässt sich also auch hier eine Gemeinsamkeit in der Struktur der Anhangsgebilde nachweisen.

2. Genlisea.

Genlisea wurde von A. de St. Hilaire*) in Brasilien entdeckt; es werden in den systematischen Werken einige Arten aus diesem Lande, eine aus Cuba und eine Genlisea africana aus Angola beschrieben. Die Gattung ist Utricularia nahe verwandt, und in ihrer Blütenbildung hauptsächlich nur durch den fünfblättrigen Kelch unterschieden (vgl. das Habitusbild Fig. 2 auf Taf. XV); es wird sich übrigens fragen, ob alle zu Genlisea gestellten Arten wirklich zu derselben gehören. Geschildert werden**) die Genlisen als „herbae paludosae annuae . . . . . radicibus brevibus fibrosis, foliis rosulatis petiolatis plus minus spathulatis“ etc.

Die Art, welche mir durch die Gefälligkeit des Herrn Dr. Schwacke in Rio de Janeiro in Alkoholmaterial zur Untersuchung vorlag, ist Genlisea ornata, die einzige Art, über welche wir durch Warmings Untersuchungen etwas genauer orientiert waren, die Angaben Darwins (a. a. O. pag. 401) sind wesentlich nur eine Wiederholung der Warmingschen. Die Resultate der eigenen Untersuchung seien im Folgenden geschildert, wobei sich zeigen wird, dass Genlisea eine der merkwürdigsten unter allen tierfangenden Pflanzen ist.

Zunächst sei hervorgehoben, dass die Pflanze — ebenso wie Utricularia — gänzlich wurzellos ist, wenigstens war bei keinem der untersuchten Exemplare eine Wurzel anzutreffen, und diejenigen, von welchen in der oben angeführten Diagnose die Rede ist, werden wohl abgestorbene Blätter gewesen sein. Das Stämmchen (in Fig. 2, Taf. XV, unten bei *St* abgeschnitten) ist dicht mit Blättern besetzt, es besitzt, wie der Längsschnitt Taf. XVI, Fig. 10, zeigt, einen schwach gewölbten Vegetationspunkt, und steht offenbar aufrecht im Boden, worauf auch die radiäre Verteilung der Blätter hinweist. Das Stämmchen schliesst mit einem Blütenstande ab, bringt aber unterhalb desselben Seitenknospen hervor, mittels deren es möglicherweise perenniert, falls sie nicht etwa noch in derselben Vegetationsperiode zu Blütenständen werden; kriechende Ausläufer, wie sie für die unten

*) A. de St. Hilaire, voyage au district des diamans, II, pag. 428.

**) So z. B. von Benjamin in flora brasiliensis, fasc. IX, pag. 252.

zu schildernden Land-Utricularien so charakteristisch sind, besitzt diese Genlisea nicht.

Die Blätter sind, ebenso wie bei Cephalotus follicularis, von zweierlei Art, spatelförmige Laubblätter und Schlauchblätter, erstere bilden die weit überwiegende Zahl. Sie sind bedeckt mit einer Schleimschicht. Diese wird abgesondert von zahlreichen Drüsenhaaren (Taf. XVI, Fig. 14), welche wie diejenigen von Utricularia aus drei Zellen bestehen, einer secernierenden Endzelle (in welcher der Schleim zwischen Cutikula und Cellulosemembran entsteht), einer Zwischenzelle und einer in die Epidermis*) versenkten Stielzelle; Spaltöffnungen waren an den untersuchten Blättern nicht vorhanden, sie treten vielleicht auf, wenn die Pflanze auf einem trockeneren Standorte wächst. In jedes Blatt tritt ein Gefässbündel, das sich schon bald nach seinem Austritt im Blattstiel gabelt, und schon innerhalb des stielförmigen Teiles des Blattes tritt eine weitere Verzweigung ein, auf die hier aber nicht näher eingegangen werden soll. Dagegen muss erwähnt werden, dass die Blätter ebenso wie diejenigen von Utricularia einen lange thätigen apikalen Vegetationspunkt besitzen, was bei den Farnen allgemein, bei den Samenpflanzen aber eine seltene Ausnahme ist.

Schlauchblätter sind in der Fig. 2, Taf. XV, zwei vorhanden, ein jüngeres *x* und ein älteres *y*. Die Grössenverhältnisse der Schlauchblätter sowohl was die Länge als was die Weite betrifft, sind sehr verschiedene, wie denn auch bei Utricularia-Arten die Schläuche von recht verschiedener Grösse sein können.

Die Genlisea-Schläuche entspringen meist am untern Teile der Stämmchen, ihre Achse ist entweder gerade oder gekrümmt. Es lassen sich, wie an dem in Fig. 1, Taf. XV, abgebildeten Schlauche zu sehen ist, drei Teile an einem Schlauchblatt unterscheiden: das Fussstück, *F*, der eigentliche Schlauch, gebildet aus dem langen Halsteil *H* und dem Kessel *K* und die beiden am Ende des Schlauches befindlichen Arme. Das Fussstück wird von einem (sehr rudimentären) Gefässbündel durchzogen, welches sich unterhalb des Kesselteils gabelt. Der Schlauch wird somit von zwei Bündeln durch-

*) Dass es sich um eine an nassen Standorten wachsende Pflanze handelt, geht aus dem Chlorophyllgehalt der Epidermis hervor; ein solcher kommt zwar auch bei Schattenpflanzen vor, steht aber hier nicht mit dem Lichte direkt, sondern mit der verminderten Transpiration im Zusammenhang (vgl. den Abschnitt über Wasserpflanzen).

zogen, die nahe der Schlauchmündung sich nochmals gabeln, so dass jeder der Arme ebenfalls von zwei Bündeln durchzogen wird.

Die Entwicklungsgeschichte des Schlauchblattes zeigt zunächst, dass das Fussstück nicht einem Blattstiel entspricht. Die Stiele dikotyler Blätter entstehen durch nachträgliche Streckung einer zwischen Blattspreite und Blattgrund gelegenen Zone. Die Fussstücke der Genlisea-Schläuche sind aber vielmehr ihre ältesten Teile, an der Spitze des Fussstückes wird dann erst später der Schlauch angelegt, der seinerseits an der Spitze noch beträchtlich weiter wächst. Die erste Anlage des Schlauches entspricht ganz derjenigen anderer Schlauchblätter; die Schlauchhöhle erscheint zunächst als kleine Einsenkung auf der Oberseite des Blattes, welche mit engerer Mündung nach aussen sich öffnet (Fig. 11b und 11a auf Taf. XVI, die abgebildete Schlauchanlage befand sich auf einem $1^1/_2$ cm langen Blatte), der so angelegte Kessel verlängert sich dann zunächst, er hatte in dem in Fig. 16, Taf. XVI, abgebildeten Blatte eine Länge von etwa $^1/_2$ mm erreicht, und befand sich auf einem $3^1/_2$ cm langen Fussstück. Der Schlauch bestand hier noch ganz aus embryonalem (Teilungs-) Gewebe, später bilden sich in demselben die Gefässbündel aus, die in seinem unteren Teile schon vorhanden sind, während der obere noch sich weiter entwickelt. Der die Mündung des Schlauches enthaltende Teil erscheint später verbreitert (Taf. XVI, Fig. 12) und die Mündung spaltenförmig. Die Ecken der letzteren wachsen nun zu den Armen aus, welche länger werden können als der Schlauch selbst und einen höchst eigentümlichen Bau besitzen. Zunächst haben die Arme die Beschaffenheit einer Rinne, welche mit einer engen Mündung nach aussen sich öffnet. Die eine (obere) Seite der Arme wächst früh schon rascher als die andere, so dass eine Einkrümmung eintritt (Fig. 13, Taf. XVI). Bei weiterem Wachstum erfährt der ganze Arm eine schraubenförmige Drehung, die sich an den Gefässbündeln besonders leicht verfolgen lässt. Die eine äussere (obere) Kante ist dabei natürlich länger als die andere (vgl. das in Fig. 6 auf Taf. XVI abgebildete Stück eines freigelegten Schlauches). Das Innere der Arme bildet demgemäss einen engen Kanal, welcher auf den Halsteil des Schlauches zuführt, und durch diesen in den basalen Kessel einmündet.

Darwin (a. a. O. S. 403) fand im Innern der Schläuche „viel Abfall oder schmutzige Substanz, welche organisch zu sein schien, obgleich keine bestimmten Organismen erkannt werden konnten.“

In den von mir untersuchten Schläuchen fanden sich reichlich Reste von Organismen (vgl. den Querschnitt durch den Kesselteil in Fig. 5 auf Taf. XV), nicht nur von Tieren, sondern auch von kleinen Algen, die erwähnte Abbildung zeigt z. B. auch den Rest einer Desmidiacee. In der That stellen die Schläuche Tierfallen dar, aus denen kein Entrinnen möglich ist. Es sei zunächst der Bau des Halses der Schläuche geschildert. Er ist ähnlich dem einer Fischreuse. Am meisten fallen im Schlauchinnern auf eine grosse Anzahl von Haaren (vgl. Fig. 3 und 4 auf Taf. XV), von denen je eine grössere Anzahl auf einer ringförmigen Zone entspringt. Die Spitze dieser Haare ist nach unten gerichtet und die Gesamtheit der Haare einer Querzone stellt einen Trichter dar, dessen enge Öffnung nach unten gekehrt ist. Solcher Trichter besitzt der Hals, wie auch in Fig. 1, Taf. XV, angedeutet ist, eine grössere Anzahl, jeder einzelne Trichter steckt mit seinem unteren Ende in der weiten Eingangsöffnung des nächstunteren. Dass für ein kleines Tier der Weg nach unten leicht, der Rückweg aber unmöglich ist, leuchtet ein. Selbst wenn es den Widerstand der Reusenhaare überwinden könnte (diese bestehen aus einer langen Basal- und einer kurzen Endzelle), würde es an den langgestreckten, nach innen vorspringenden Zellen der Schlauchwand, aus welchen die Haare entspringen, abgleiten. Diese Trägerzellen der Haare (vgl. die Flächenansicht eines Stücks der inneren Schlauchwand in Fig. 9, Taf. XVI) sind langgestreckt und mit geraden Seitenwänden versehen. Ausser ihnen besitzt die Schlauchwand noch kürzere, vielfach mit gewundenen Wänden versehene, auf welchen Drüsenhaare stehen, deren Endzelle durch eine Längswand geteilt ist. Ausserdem kommen in dieser Zone — aber nicht konstant, und in den Armen mehr als in dem Schlauche — auch Spaltöffnungen vor. Ob sie Luft- oder Wasserspalten sind, lässt sich an totem Material nicht entscheiden. Die Drüsenhaare bilden unter dem obern Teile jedes Trichters einen Kranz. Sie sondern Schleim ab, und dieser dürfte es sein, welcher die Tiere veranlasst, auf den unten zu beschreibenden Wegen in den Schlauch einzudringen und in demselben immer weiter zu wandern. Dass es sich nur um sehr kleine Tiere handeln kann, ergiebt sich aus der Enge des Halses. Den inneren Durchmesser desselben fand ich in einem Falle zu 0,2, in einem andern zu 0,29 mm; der Kessel mass im ersteren Falle 0,5 mm, im zweiten 0,85 mm. Im unteren Teile des Halses verschwinden die Trichter, und statt der zweizelligen Drüsenhaare erscheinen vierzellige, zunächst mit

jenen vermischt, bis sie dann allein auftreten. In besonderer Menge stehen die vierzelligen Haare nur an einer hufeisenförmigen Zone, unmittelbar über den Blattnerven (vgl. den Querschnitt Fig. 5, Taf. XV). Auch diese Drüsen sind nur eine Modifikation der gewöhnlichen, indem bei ihnen eine weitgehendere Teilung der Endzelle eintritt (bei manchen in 8 Zellen (vgl. die Flächenansicht Fig. 15 auf Taf. XVI), was eine Annäherung an die auf der Blattfläche von Pinguicula befindlichen Drüsen ist. Über ihre Funktion lässt sich nichts mit Sicherheit aussagen, man könnte geneigt sein, ihnen die Absorption der durch Zersetzung der Tierleichen entstandenen löslichen Verbindungen zuzuschreiben, und damit ihre Zusammenhäufung über den Leitbahnen — den Gefässbündeln — in Beziehung bringen; aber das ist zunächst nur eine Vermutung, welcher sich auch andere gegenüberstellen liessen. Es bleibt noch zu erörtern, wie die Tiere in die Spalten gelangen. (Was die Desmidieen anbelangt, so wissen wir zwar, dass manche Formen derselben eine Eigenbewegung besitzen, aber diese reicht doch wohl nur aus, um sie in die Öffnung zu bringen, während ihre Weiterbeförderung wohl eine passive, von den nachdrängenden Tieren ausgehende ist.) Es sind drei Wege, auf denen dies geschehen kann. Entweder an der Spitze des Schlauches (bei *x* Fig. 1, Taf. XV) oder durch die Spalte eines der gewundenen Arme, oder an der Spitze eines Armes. Alle diese Eingänge sind im wesentlichen gleich gebaut, namentlich besitzen sie eine Einrichtung, welche die früheren Beobachter nicht erwähnen, und welche bewirkt, dass nur ganz kleine Tiere in den Schlauch eindringen können, solche, deren Körperdurchmesser kleiner ist als 0,2 mm. Am auffallendsten tritt dies hervor bei den Armen. Der Kanal, welcher die letzteren durchzieht, zeigt eine ganz ähnliche Ausstattung, wie der Halsteil des Schlauches; namentlich insofern, als auch in ihm die Reusenhaare, die für jenen so charakteristisch sind, vorkommen. Nur sind sie hier anders angeordnet, nicht in ringförmigen Zonen, sondern in Schrägzeilen, wie das ausgebreitete Armstück Fig. 6, Taf. XVI, zeigt. Da aber der Arm rinnig gefaltet und schraubig gedreht ist, so ordnen sich die einzelnen Schrägzeilen in eine Schraubenlinie an. Der Eingang in den Kanal kann nun nicht in der ganzen Länge der Spalte (zwischen den beiden Rändern des Armes) stattfinden. Er ist vielmehr in einzelne, kleine trichterförmige Eingänge geteilt, und zwar dadurch, dass in kleinen Abständen je zwei grosse, helle Zellen fest aufeinander liegen, welche

hier als Stützzellen bezeichnet werden sollen. Sie sind nichts anderes als die Endzellen jeder Reusenhaarreihe, an denen aber das Haar selbst nur kurz und einzellig, die darunterliegende Zelle riesig angeschwollen ist. Man wird sich die etwas verwickelten Verhältnisse am einfachsten dadurch veranschaulichen, dass man einen Papierstreifen nach der Form von Fig. 6, Taf. XVI, ausschneidet, die Richtung der Reusenhaarlinien einträgt, und ihn dann entsprechend rollt. Damit die beiden Stützzellen wirklich aufeinander treffen, ist es notwendig, dass der kürzere Rand des Armes etwas nach aussen umgebogen ist (dies ist in der Fig. 7a, Taf. XVI, welche ein vergrössertes Armstück darstellt, auch zu sehen). Dort erkennt man auch zwei Stützzellen, und in dem aufgerollten Armstück ist eine grössere Anzahl derselben sichtbar. Die Stützzellen lassen sich zwar mit Anwendung einiger Gewalt voneinander reissen, allein ihr Anhaften genügt doch, um die schlitzförmige Spalte auf einer bestimmten Weite zu erhalten und sie in eine Anzahl kleiner Teileingänge zu zerlegen, welche nur sehr kleinen Tieren den Eintritt gestatten. Wir werden an den Blasen einiger Utricularia-Arten ganz analoge Einrichtungen kennen lernen. Was die Weite der Spalte anbelangt, so mass ich sie in einem Falle zu 0,14 mm. Variationen werden wohl auch hier vorkommen. Jeder Teileingang stellt nun, wie der in Fig. 7b, Taf. XVI, abgebildete Querschnitt (welcher der Natur der Sache nach nur in einem kleinen Teil links wirklich rechtwinklig auf die Oberfläche geführt ist), einen kleinen, mit abwärts gerichteten Haaren besetzten Trichter dar, welcher in den Mittelkanal führt. Aussen befinden sich an demselben Schleimhaare, welche als Lockmittel zum Eintritt dienen können.

Ganz ebenso gebaut ist nun auch der Eingang in die schlitzförmige Öffnung am Ende des Schlauches zwischen den beiden Armen (bei *x* Fig. 1, Taf. XV). Fig. 8 auf Taf. XVI zeigt diesen Teil in Flächenansicht eines (parallel den Armen) halbierten Schlauches. Fünf grosse Stützzellen, denen ebensoviele auf der andern Seite entsprechen, teilen den Eingang, obwohl er doch schon schmal und eng genug ist, in eine Anzahl von Teileingängen. Man bemerkt dabei unterhalb des nach unten eingebogenen Randes zunächst eine Reihe stark hakenförmig gekrümmter Haare, wie sie auch am Eingang der Partialtrichter an den Armen sich finden (vgl. den Längsschnitt durch einen solchen Partialtrichter in Fig. 7c auf Taf. XVI). Es wird wohl aus dem Obigen hervorgehen, dass die Schläuche von

Genlisea höchst sonderbare Gebilde sind, von denen man fast sagen möchte, dass sie mit einer übertriebenen Sorgfalt und Ängstlichkeit dazu konstruiert sind, nur ganz kleine Tiere einzulassen, diese dann aber auch gründlich festzuhalten. Leider waren Samen nicht zu beschaffen, so dass die Gestaltung der Keimpflanze vorerst unbekannt bleibt. Indes dürfen wir wohl annehmen, dass dieselben nicht sehr beträchtlich abweichen wird von derjenigen von Utricularia reniformis u. a., wenn wir uns die, Genlisea fehlenden, Ausläufer wegdenken.

Auch die Gestaltungsverhältnisse von Utricularia erfordern eine eingehende Schilderung, da sie noch eigenartiger sind, als die von Genlisea. Bezüglich zahlreicher morphologischer Einzelheiten kann dabei auf eine frühere Abhandlung des Verf. verwiesen werden.

3. Utricularia*).

Wir haben im ersten Teile dieser Schilderungen in der Keimungsgeschichte der Mangroven ein Beispiel dafür kennen gelernt, wie falsche Ansichten, welche durch eine einfache, leicht anzustellende Beobachtung widerlegt werden könnten, trotzdem jahrzehntelang in der Litteratur weiterverbreitet werden. Utricularia bietet uns ein weiteres Beispiel. Die merkwürdigen Schläuche, welche dieser Pflanze ihren Namen gegeben haben, mussten dazu auffordern, die Aufgaben ausfindig zu machen, welche sie zu erfüllen haben. Der Auffassung, welche man sich darüber gebildet hatte, hat A. P. De Candolle**) folgenden Ausdruck gegeben. „Einen noch verwickelteren Mechanismus bieten die Utricularien dar. Ihre Wurzeln oder vielmehr ihre untergetauchten Blätter sind ausserordentlich verzweigt und mit einer Menge kleiner abgerundeter Schläuche versehen, welche eine Art beweglichen Deckel haben. In der Jugend der Pflanze sind diese Schläuche voll Schleim, der schwerer ist als Wasser, und die Pflanze wird durch diesen Ballast auf dem Grunde festgehalten. Wenn die Blütezeit naht, scheidet die Wurzel Luft aus, welche in die Schläuche eindringt und den Schleim verdrängt, wobei sich der Deckel hebt. Mit einer Menge Luftblasen versehen, steigt die Pflanze

*) Vgl. Morpholog. und biolog. Studien, III, Annales du jardin botanique de Buitenzorg, vol. IX, pag. 41—119, wo eine eingehende Darstellung der Gestaltungsverhältnisse von Utricularia gegeben ist. Im folgenden eine Anzahl weiterer Untersuchungsergebnisse, welche die a. a. O., auf welche bezüglich aller Einzelheiten verwiesen sei, mitgeteilten ergänzen.

**) Physiologie végétale, t. II, 1832, pag 528.

dann langsam empor und schwimmt an der Oberfläche. Die Blüten erheben sich frei in die Luft, ist die Blütezeit vorüber, so beginnt die Wurzel wieder Schleim auszuscheiden, dieser verdrängt die Luft in den Schläuchen, die Pflanze wird wieder schwerer und versinkt auf den Grund des Wassers, wo sie dann ihre Samen an derselben Stelle reift, an der sie später ausgesäet werden.“ Der ganzen Fabel liegt nur die eine Thatsache zu Grunde, dass im Herbst die Sprossspitzen unserer schwimmenden Wasser-Utricularien auf den Grund des Wassers sinken, während die älteren Teile, welche allein ausgebildete Blasen führen, zu Grunde gehen. Die Blasen haben mit dem Untersinken nicht das Mindeste zu thun; es ist dies Untersinken von Knospen am Ende der Vegetationsperiode vielmehr eine bei Wasserpflanzen durchaus nicht seltene Erscheinung, sie wird später näher zu schildern sein. Die Ruheknospen der Utricularien sind von Schleim überzogen und mit Reservestoffen gefüllt, dass sie auf den Grund des Wassers sinken, hat dieselbe Ursache, wie bei den Ruheknospen von Myriophyllum u. a., die Intercellularräume sind klein, die Knospe spezifisch schwerer als Wasser. Erwähnenswert ist auch, dass die Blätter der Winterknospen mit breiteren, kürzeren Blattzipfeln versehen sind, als die Blätter der in voller Entwicklung begriffenen Pflanze. Ausserdem sind an ihnen die Blasen verkümmert, und auch an den ersten entfalteten Blättern der austreibenden Winterknospe sind die Blasen nur klein. Ebensowenig aber haben die Blasen auch mit dem Aufsteigen zu thun. Man kann sich leicht überzeugen, dass die austreibenden Winterknospen, (welche lange vor der Blütezeit sich dem Wasserspiegel nähern), vielfach noch ehe sie Schläuche entwickelt haben, aufsteigen. Und wie schon Darwin bemerkt, schwimmt die Pflanze auch dann noch im Wasser, wenn man alle Schläuche abschneidet. Ausserdem sind die letzteren keineswegs regelmässig luftführende Organe. Man kann vielmehr zahlreiche Blasen finden, welche nur flüssigen Inhalt besitzen. Die Entwicklung von Luftblasen ist eine sekundäre Erscheinung, und das Vorhandensein derselben wesentlich wohl darin begründet, dass die am Schlaucheingang befindliche Klappe das Entweichen von Luftblasen in das Wasser verhindert, resp. verlangsamt. Nehmen wir dazu die Thatsache, dass es zahlreiche mit tausenden von Schläuchen versehene Utricularien giebt, welche gar nicht als schwimmende Wasserpflanzen, sondern auf dem Lande leben; ferner die, dass — soweit ich ermitteln konnte — tropische schwimmende Utricularien eine ununterbrochene Vegetation

besitzen, also nicht periodisch Ruheknospen untersinken lassen, so wird es schwer verständlich sein, wenn noch ein neuerer Schriftsteller*) meint, die „früher gegebene Erklärung“ (dass die angeblich lufterfüllten Utrikeln das Schwimmen erleichtern, bis endlich beim Erlöschen der Vegetationskraft das durch die Ventile eindringende Wasser das Herabsinken der Pflanze auf den Grund des Gewässers ermögliche), sei vielleicht die richtige gewesen. Dieses „Beispiel eines gesetzmässigen Mechanismus“ aber ist nie beobachtet worden, selbst wenn alle Schläuche mit Wasser gefüllt sind, schwimmt die Pflanze doch, und zwar ebenso wie alle anderen schwimmenden Wasserpflanzen vermöge der in ihrem Gewebe enthaltenen luftführenden Räume.

Die Gattung Utricularia ist in zahlreichen Arten weit verbreitet, und in so reicher und mannigfaltiger Weise gegliedert, dass die einzelnen Arten oft weit voneinander verschieden erscheinen. Von der Blüte abgesehen ist aber allen gemeinsam der Besitz von Blasen, Schläuchen oder Utrikeln, deren Bau ein sehr merkwürdiger ist. Keine genauer untersuchte Utricularia-Art ist ohne solche Schläuche, bei Herbar-Exemplaren wird man dieselben allerdings oft vergebens suchen, weil solche vielfach ganz unvollständig sind und oft wenig mehr als die Blütenstände enthalten.

Es wurde oben erwähnt, dass die Arten der Gattung Utricularia bedeutende Verschiedenheiten in ihrer äusseren Gestaltung aufweisen. Diese Verschiedenheit hängt zusammen mit der Verschiedenheit der Lebensweise. Die einen Utricularien nämlich sind untergetaucht schwimmende Wasserpflanzen, mit annähernd horizontal flutenden Sprossen, welche fein zerteilte Blätter tragen, wie denn eine solche Zerteilung die Blätter bei vielen untergetauchten Wasserpflanzen sich findet. Sie ermöglicht, dass die Blattsubstanz mit einer möglichst grossen Oberfläche mit dem Wasser in Berührung tritt und so die in demselben absorbierten Gase besser ausnutzen kann. Dies ist die einzige bei uns vertretene Utricularien-Form. Die Land-Utricularien leben zwar auch meist an feuchten oder nassen Stellen, vielfach an solchen, die von Wasser überrieselt werden, aber sie sind nicht untergetaucht, und haben demzufolge über den Boden tretende, meist ungeteilte Blätter; einige leben übrigens im Moos der Baumrinden als Epiphyten und diese Formen (z. B. Utr. montana, Endresi, bryophila)

*) Drude, die insektenfressenden Pflanzen in Schenk, Handbuch der Botanik I, pag. 135.

haben Wasserspeicher entwickelt, meist in Form von Knöllchen, welche den Pflanzen sogar gestatten, während der Trockenzeit ganz einzuziehen und erst bei Eintritt der Regenzeit wieder auszutreiben. Alle diese verschieden gestalteten Arten haben übrigens ausser dem Besitze von Schläuchen auch das gemeinsam, dass sie keine Wurzel besitzen, nicht einmal am Embryo kommt eine solche zur Ausbildung.

Sehen wir uns zuerst die Wasserformen etwas näher an, so ist zunächst hervorzuheben, dass wie die vergleichenden Untersuchungen gezeigt haben, diese Formen den landbewohnenden gegenüber als

Fig. 31. Utricularia vulgaris. Freipräparierter Vegetationspunkt eines Wassersprosses, stark vergrössert. Der Vegetationspunkt ist eingerollt, auf der Aussenseite befinden sich zahlreiche schleimabsondernde Haare (welche nicht alle gezeichnet sind), auf den Flanken Blattanlagen (die älteren derselben beginnen sich gabelig zu verzweigen), auf der Oberseite bei *R* Anlage der Luftsprosse.

um- und rückgebildete zu betrachten sind. Da sie indes die bekanntesten sind — weil sie allein die Gattung in Europa vertreten — so soll von ihnen ausgegangen werden

Untersuchen wir eine Sprossspitze von Utricularia vulgaris, so finden wir den Vegetationspunkt stark eingerollt (Fig. 31). Auf seiner Aussenseite stehen zahlreiche schleimabsondernde Haare, welche weiterhin auch auf den anderen Teilen des Sprosses, sowie der Blätter auftreten; auf ihren Bau kommen wir unten zurück.

Auf den Flanken entstehen zwei Reihen von Blattanlagen, (die

jüngste, welche als flacher Höcker sich erhebt, ist in Fig. 31 nicht mitgezeichnet), deren Verzweigung durch eine Gabelung eingeleitet wird*). (Eine spiralige Blattstellung, welche viele Floren angeben, ist bei keiner der untersuchten Wasser-Utricularien vorhanden.) Ausserdem finden sich auf der Oberseite der Sprossachse ganz ohne Beziehung zu den Blättern die Anlagen eigentümlicher Sprosse, welche man höchst unpassenderweise als „Ranken oder rankenartige Knospen" bezeichnet hat, und welche bis jetzt ganz rätselhaft waren. Wir wollen sie Luftsprosse nennen. An dem in Fig. 31 abgebildeten Vegetationspunkt sind dieselben nur als kleine Höcker (*R*) wahrnehmbar. Sie entwickeln sich zu fadenförmigen, weisslichen Gebilden von einigen cm Länge, der längste unter den gemessenen hatte 5 cm (Fig. 32, *L*, die Figur ist gegenüber der natürlichen Lage um 90° gedreht), der grösste Teil der Länge kommt auf das unterste Internodium, die andern Internodien zwischen den Blättern strecken sich nur wenig. Die Blätter weichen von denen der fluthenden Wassersprosse sehr ab. Sie sind sehr klein, ungeteilt, nach oben konkav und liegen mit der konkaven Oberseite der dünnen Sprossachse muschelförmig an, und sie haben auf ihrer Aussenseite Spaltöffnungen, welche den anderen, geteilten Blättern durchaus fehlen. Beobachtet man nun eine ruhig flutende gesunde Utricularia, so

*) Mit Beziehung auf die später zu erörternde Frage nach der morphologischen Natur der einzelnen Organe sei hier noch bemerkt, dass die Bildung der Blätter bei den flutenden Wasser-Utricularien nicht überall dieselbe ist. Während bei Utric. vulgaris z. B. die Blasen deshalb nicht deutlich als umgebildete Blattzipfel erscheinen (was sie in Wirklichkeit sind), weil sie fast sitzend sind, stehen sie bei Utr. purpurea auf langen Stielen, über deren Natur als Blattstrahlen kein Zweifel sein kann (vgl. den unten für einen Keimling von Utr. vulgaris angeführten Fall). Ferner stehen die Blätter von Utr. purpurea scheinbar in Wirteln, es liegt aber, wie ich auf Grund der Entwicklungsgeschichte annehmen möchte, nur eine sehr frühzeitige Teilung zweizeilig gestellter Blattwülste vor. Betrachten wir die Entwicklung eines einzelnen Blattstrahls, so giebt derselbe ein ganz ähnliches Bild, wie der in Fig. 31 abgebildete „Spross"vegetationspunkt von Utr. vulgaris, d. h. er besitzt einen eingebogenen Vegetationspunkt, auf dessen Flanken zweizeilig geordnete Anlagen von Seitenblättchen auftreten, die sich zunächst gabelig verzweigen. Diese Thatsache ist deshalb von Interesse, weil, wie in meiner oben erwähnten Abhandlung in den Buitenzorger Annalen nachgewiesen ist, der ganze flutende Spross einer Wasser-Utricularia eigentlich einem Blatte homolog ist, womit übereinstimmt, dass bei Utr. purpurea die Entwicklung der „Blatt"strahlen mit der des „Sprosses" eine so grosse Übereinstimmung zeigt.

sieht man, dass die Luftsprosse mit ihrer Spitze bis an die Wasseroberfläche gelangen, ja die Spitze kann sich etwas über den Wasserspiegel erheben. Vermöge der Spaltöffnungen der Blätter können diese Luftsprosse einen energischeren Gasaustausch unterhalten, als die Wassersprosse, wenn dieser auch quantitativ bei den geringen Grössen-

Fig. 32. Utricularia vulgaris. Stück eines schwimmenden Wassersprosses mit 3 blasentragenden Blättern und einem Luftspross *L*, der auf der Oberseite des schwimmenden Wassersprosses entspringt; zweimal vergrössert (die Längsachse des beblätterten Sprosses ist horizontal zu denken).

verhältnissen kein sehr beträchtlicher sein wird. Dass die Spitze der Luftsprosse zum Wasserspiegel gelangt, beruht einerseits darauf, dass zwischen den Blättern und der Sprossachse Luftblasen enthalten sind, welche die Sprossspitze heben, andererseits kommt natürlich auch die starke Verlängerung des basalen Internodiums in Betracht. Ein abgelöster, im Wasser schwimmender Luftspross von Utr. vulgaris hob seine Spitze mit scharfer Krümmung nach oben, so dass dieselbe

den Wasserspiegel erreichte, ja noch etwas über denselben hervorragte; die sonst der Sprossachse anliegenden kleinen, schuppenförmigen Blätter entfalteten sich, so dass sie unter spitzem Winkel von der Sprossachse abstanden.

Aus dem angegebenen Verhalten dürfen wir wohl schliessen, dass diese Luftsprosse in der That eine Rolle beim Gasaustausch spielen, einigermassen vergleichbar derjenigen der Luftwurzeln von Sonneratia, Avicennia und einiger anderen Angehörigen der Mangroveformation (I. Teil, pag. 139 ff.). Zugleich aber sind sie wohl ein Überbleibsel von den noch nicht dem Wasserleben angepassten Vorfahren, denn ihnen Entsprechendes kommt auch bei Landformen vor. Bei schmächtigen Wasser-Utricularien, wie z. B. Utr. exoleta u. a. fehlen die Luftsprosse ganz, und auch bei Utr. vulgaris sind sie kümmerlich entwickelt, wenn wir sie mit denjenigen einiger tropischen Formen vergleichen. Zu den stattlichsten hierhergehörigen Arten zählt Utr. oligosperma. Von ihr sah ich in Britisch Guiana flutende Wassersprosse von ungefähr 4 m Länge, deren durch Schleimbildung schlüpfrige Beschaffenheit hier besonders auffällt. Von diesen Sprossen gehen zahlreiche, 10—20 cm lange weisse Fäden aus, die Luftsprosse, deren Spitzen auch hier die Wasseroberfläche erreichen. Hier braucht man also nicht nach denselben zu suchen, sie bilden vielmehr einen recht auffälligen Teil der Pflanze.

Längere Zeit vermutete ich, diese eigentümlichen Gebilde seien zugleich Vermehrungsorgane, die sich loslösen und zu neuen Pflanzen auswachsen könnten. Allein bei Utr. oligosperma fand ich stets die hinteren, älteren Luftsprosse abgestorben und in Zersetzung übergegangen. Dass aber trotzdem diese eigenartigen Gebilde einer weiteren Entwicklung fähig sind, zeigte der Versuch bei Utr. vulgaris. Trennt man Luftsprosse von der Pflanze ab und kultiviert sie in geeigneter Weise weiter, so entwickeln sich die, welche überhaupt nicht zu Grunde gehen, zu Wassersprossen. Der Übergang ist, wie Fig. 33 zeigt, ein allmählicher. Die Blätter bleiben zunächst nicht mehr angeschmiegt,

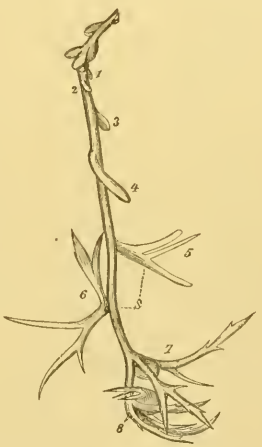


Fig. 33. Utricularia vulgaris. Luftspross, welcher zu einem Wasserspross ausgewachsen ist; *1*, *2*, *3*, *4* erste ungeteilte Blätter des Wassersprosses, *5* geteilt, *7* hat die erste Blase, *6* hat einen Axillarspross. (Die zweizeilige Stellung der Blätter ist durch Drehung hier und da verdeckt.)

sondern stehen ab und werden grösser (1—4 in Fig. 33). Dann tritt auch eine Teilung ein, welche bei Blatt 5 noch nicht weit fortgeschritten ist, allmählich aber reicher wird, und später treten auch Schläuche an den Blättern auf, bis schliesslich ein normaler Wasserspross zu stande gekommen ist. Die Umbildung spricht sich auch in anderer Weise aus. Die Blätter rücken auseinander durch Streckung der Internodien, und ändern mit der Gestalt auch ihren Bau. Das mit 5 bezeichnete Blatt z. B. hat 3 Zipfel. Der eine (in der Figur) nach oben gekehrte hat noch ein breites, stumpfes Ende, wie die Blätter des Luftsprosses, die anderen zeigen schon die charakteristische Haarspitze der Wasserblätter. Ebenso finden sich Übergänge in der Verteilung der Spaltöffnungen. Die Luftblätter haben solche, wie erwähnt, die Wasserblätter nicht, Blatt 4 — eines der ungeteilten Übergangsblätter — besitzt deren noch zwei, nahe der Blattspitze, ebenso der breite Blattzipfel von Blatt 5 noch eine, den folgenden Blättern fehlen sie. Es wurde auf diese Luftsprosse etwas näher eingegangen, weil die vorstehenden Angaben einiges Licht auf diese eigentümlichen Gebilde werfen können (welche, wie wiederholt sein mag, mit Ranken nicht das Mindeste zu thun haben) und weil sie ein auffallendes Beispiel von der Umbildung von Luftblättern in Wasserblätter bieten, worauf später bei Schilderung der Wasserpflanzen noch zurückzukommen sein wird.

Auch eine andere Arbeitsteilung der flutenden Sprosse kommt bei einigen Wasser-Utricularien vor. Einige Arten, z. B. Utr. intermedia (Fig. 34), lassen an den Blättern die Blasen verkümmern (doch treten sie gelegentlich auch hier auf) und bilden dafür Seitenzweige aus, welche — offenbar negativ heliotropisch — in das Wasser hinunterwachsen und an sehr reduzierten Blättern die Blasen tragen. Dass es sich hier aber in der That nur um eine verschiedene Ausbildung ursprünglich gleichartiger Sprosse handelt, das zeigt ausser den schon erwähnten auch die Thatsache, dass die blasentragende Sprosse mit verkümmerten Blättern an der Spitze in blättertragende übergehen können.

Die Blütenstände der Utricularien erheben sich bekanntlich über den Wasserspiegel, und sind bei nicht wenigen Arten eine grosse, aber ziemlich rasch vergängliche Zierde derselben. Dies fällt bei uns kaum auf, ganz anders ist das Bild in Wasseransammlungen der Tropen, so z. B. auf dem Tapacooma-See (nahe der Küste von Britisch-Guiana), auf dem hunderte von gelbblühenden Utricularien mit den schönen Blütenständen der Utr. purpurea zusammen vorkommen.

Einige Utricularia-Arten besitzen nun besondere Einrichtungen, welche gestatten, ihren Blütenstand aufrechtzuerhalten. Es sind nämlich an der Inflorescenzachse Schwimmkörper angebracht, d. h. Organe mit grossen lufthaltigen Intercellularräumen. Die letzteren werden nicht nur zum Schwimmen, sondern wie ganz allgemein bei Wasserpflanzen auch als Reservebehälter für Luft dienen; hier aber kommt zunächst die erstgenannte Funktion in Betracht, und es sollen

Fig. 34 Utricularia intermedia. Aus einer Winterknospe (deren Reste links noch sichtbar sind) entstandene Pflanze, nach einer Photographie. Die Blätter der schwimmenden Pflanze sind meist blasenlos, die Blasen befinden sich an den verkümmerten Blättern der in das Wasser hinabwachsenden Sprosse. (Es sei bemerkt, dass der eingerollte Vegetationspunkt der Schwimmsprosse in Wirklichkeit die konkave Seite nach oben kehrt.)

die Organe mit Luftkammern als Schwimmkörper bezeichnet werden. Sie tragen keine Blasen, ihre Gestalt wird besser, als durch eine Beschreibung, durch die Figuren veranschaulicht werden. Utricularia inflata, eine nordamerikanische Art, zeigt in dem abgebildeten Falle (Fig. 35) sechs wirtelig gestellte Schwimmkörper an der Inflorescenzachse. Die „Aufgeblasenheit“ der Schwimmkörper tritt noch deutlicher hervor bei Utr. stellaris (Fig. 36). Der Querschnitt Fig. 37 zeigt, um wie umfangreiche Lufträume es sich hier handelt; immer-

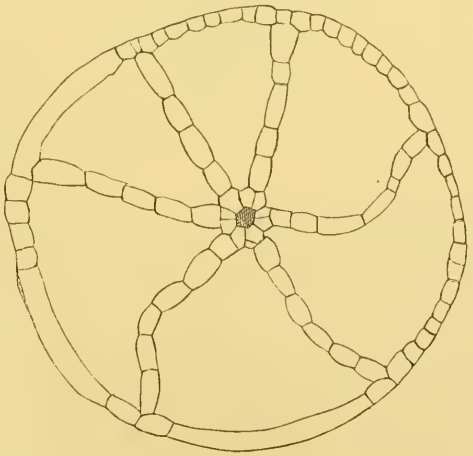
hin aber liegt in der Bildung der Schwimmkörper nur eine Steigerung des gewöhnlichen Verhaltens vor.

Schon des Vergleiches mit den Land-Utricularien halber müssen wir hier auch auf die Keimungsverhältnisse eingehen, da diese zur Erkenntnis des ganzen Aufbaues der Pflanze hier besonders wichtig sind.

Fig. 35. Utricularia inflata. Stück eines schwimmenden Wassersprosses mit einem Blütenstand. Derselbe trägt in seinem oberen Drittel sechs wirtelförmig gestellte Schwimmkörper. An der Basis der Inflorescenz entspringt (in der Figur links nach oben) ein vegetativer Seitenspross.

Zunächst sei Utr. oligosperma erwähnt. Schon die Art und Weise, wie die Samen in das Wasser gelangen, ist hier eigentümlich. Es werden die Samen hier nicht durch Aufspringen der Fruchtkapseln ausserhalb des Wassers ausgestreut, sondern die Kapseln gelangen in das Wasser und werden hier gesprengt durch eine aus

Fig. 36. „Schwimmkörper" der Inflorescenz von Utricularia stellaris, 16 mal vergössert. Man sieht die Zellplatten, welche die grossen, lufterfüllten Intercellularräume trennen, durchschimmern, unten im Querschnitt.



MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

Fig. 37. Querschnitt durch ein Schwimmorgan von Utricularia stellaris, grosse durch Gewebeplatten von einander getrennte Intercellularräume aufweisend. Die Zellen der Epidermis sind nicht überall gezeichnet.

ihnen hervortretende schleimige Masse. Es ist dies die kugelige Placenta, welcher die Samen angeheftet sind, diese nimmt beim Liegen im Wasser in den schleimigen Inhalt ihrer Zellen Wasser auf, vergrössert sich und bringt so die Samen ins Wasser.

Die Samen sind von schildförmiger Gestalt. Am Embryo bemerkt man oben eine seichte Grube. Die hier gelegenen kleinen Zellen stellen die Scheitelregion, den Vegetationspunkt des Embryo dar, welcher

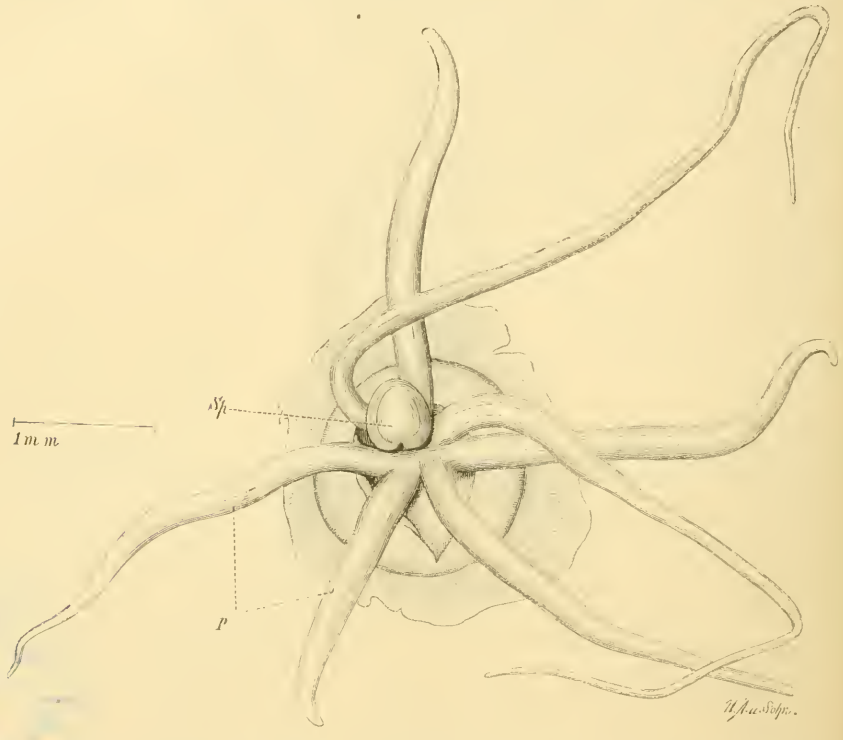


Fig. 38. Keimpflanze von Utricularia oligosperma (20 mal vergr.), von oben gesehen. Ausser sieben Primärblättern ist der deutlich seitlich an der Keimachse stehende Schwimmspross *Sp* angelegt. Die Primärblätter sind erst infolge der Präparation so gekrümmt, wie sie in der Abbildung erscheinen.

deutlicher Kotyledonen durchaus entbehrt, wohl aber um die seichte Vertiefung herum einen Kranz äusserst kleiner Höcker zeigt (Taf. XIV, Fig. 4), welche erst bei der Keimung sich weiter entwickeln.

An einem gekeimten Samen erscheinen zunächst eine Anzahl spiralig gestellter, einfacher zugespitzter Primärblätter (Fig. 38). Es liegt kein Grund vor, warum wir nicht zwei derselben als Keimblätter

betrachten sollten; dieselben weichen von den zunächst folgenden Blattorganen nicht ab. Dasselbe haben wir aber oben auch für Pinguicula geschildert. Wie dort schon hervorgehoben wurde, sind eben die Kotyledonen nichts anderes als die ersten, zusammengerückten Blätter, die aber auch (wie ich dies in Java gelegentlich bei Sterculiaceen-Keimpflanzen beobachtete) von einander durch ein Internodium getrennt sein können; zudem sind in einigen Fällen nur zwei einander

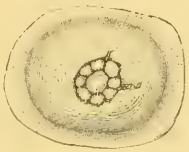


Fig. 39. Utricularia oligosperma. Samen im ersten Keimungsstadium, von oben gesehen. An der Keimachse die Anlagen von acht Primärblättern und (oben rechts) die des schwimmenden Wassersprosses.

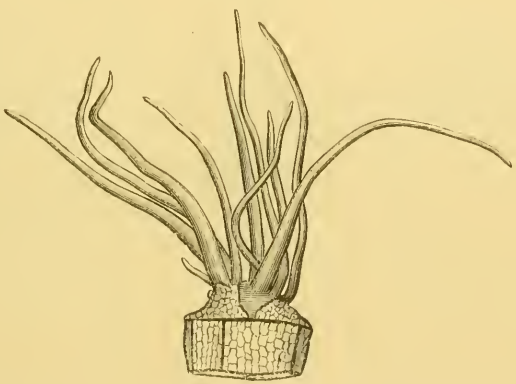


Fig. 40. Utricularia vulgaris. Keimpflanze mit 11 Primärblättern, etwa 17 mal vergrössert.

gegenüberstehende vorhanden (Utr. exoleta) und eine, mit ihr vielleicht identische Form, die in Guiana häufig ist, ebenso bei den Keimpflanzen einer anderen, in Carácas gesammelten Form). Der Vegetationspunkt des Keimlings ist flach und entwickelt sich nicht weiter, seitlich an demselben entstehen ein oder zwei „Wassersprosse“, aber ohne Spur eines Deckblattes, in Wirklichkeit sind sie nämlich durchaus den Primärblättern homolog, wie aus dem Folgenden noch weiter hervorgehen wird. Dieser Wassersprass entwickelt sich nun weiter, er bringt zunächst eine Anzahl geteilter, aber blasenloser und dann blasentragende Blätter hervor.

Vergleichen wir damit die Keimung von Utricularia vulgaris, so finden sich im allgemeinen übereinstimmende Verhältnisse. Der in Fig. 40 abgebildete Keimling z. B. zeigt zunächst 11 Primärblätter, an einer älteren Keimpflanze finden wir ausser denselben

Fig. 41. Utricularia vulgaris, Keimpflanze, 6 mal vergrössert. An derselben entspringen 12 fadenförmige Primärblätter (*P*), eine Blase und ein schwimmender Wasserspross (mit eingekrümmtem Vegetationspunkt) , an welchem einige junge Blasen und Blätter sichtbar sind.

auch einen (Fig. 41) oder zwei Schläuche (*Bl* Fig. 41), den flutenden Wasserspross, dessen seitliche Stellung an der (sich nicht weiter entwickelnden*) Keimachse hier weniger deutlich ist, und einen Luftspross (*R*). Auf die zuweilen auftretenden Abweichungen wollen wir nicht weiter eingehen, sondern nur hervorheben, dass alle diese Or-

*) Nur bei einigen von zahlreichen untersuchten Keimpflanzen beobachtete ich eine Verlängerung derselben auf etwa die dreifache Länge der Samenschale.

gane, Primärblätter, flutende Wassersprosse, Luftsprosse und Schläuche unter sich gleichwertig, homolog sind. Bezüglich der Schläuche wird dies auch dadurch einleuchtend, dass man sie zuweilen, freilich selten, an der Spitze eines Primärblattes findet (Fig. 43). Nur der flutende Wasserspross entwickelt sich weiter, erstarkt, bringt Blüten und Früchte hervor und lässt, bei unseren einheimischen Utricularien

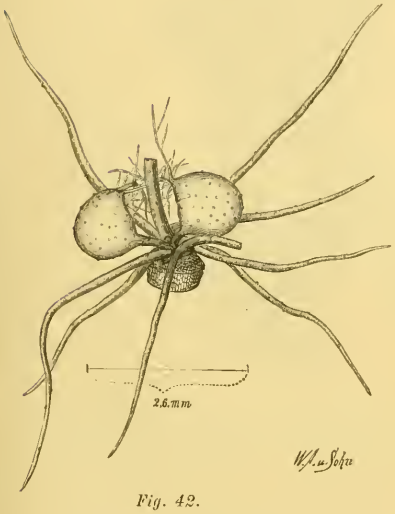


Fig. 42.

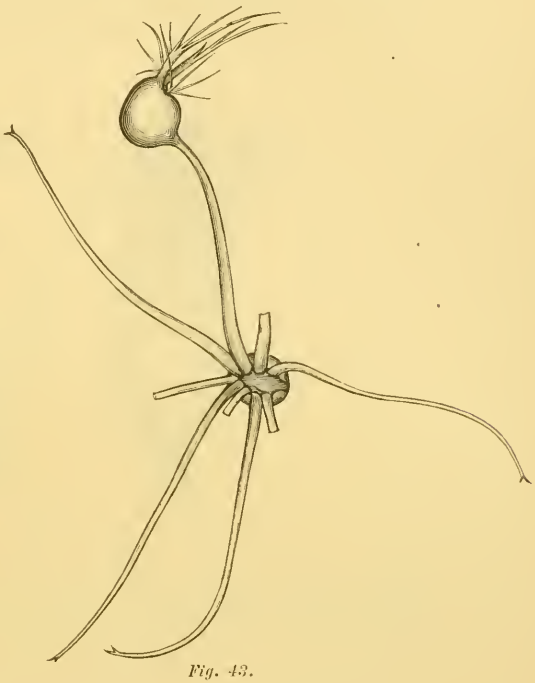


Fig. 43.

Fig. 42. Utricularia vulgaris (etwa 8 mal vergrössert), Keimpflanze, deren Schwimmspross abgeschnitten ist, 9 Primärblätter (eines davon abgebrochen) und zwei Blasen sind vorhanden.

Fig. 43. Utricularia vulgaris, Keimpflanze. (Mittlerer Teil derselben war durch Beschädigung undeutlich.) Ein Primärblatt hat an der Spitze eine Blase hervorgebracht; 10 mal vergr.

seine Sprossspitzen im Winter untersinken, so dass er einer unbegrenzten Entwicklung fähig ist.

Daran wollen wir die Schilderung der Keimung der Landformen anknüpfen, um die Organbildung derselben mit derjenigen der Wasserformen vergleichen zu können.

Besonders lehrreich ist Utr. reniformis, weil ihre Keimung mit derjenigen der Utr. oligosperma und Utr. vulgaris grosse Ähnlichkeit hat. Die genannte Art wächst in der Bergregion Brasiliens. Sie

besitzt lange, im Moose kriechende Ausläufer, von denen sich langgestielte Blätter mit nierenförmiger Blattspreite erheben, welch letztere ganz den Bau anderer Luftblätter zeigt. Weicht so der Habitus schon recht auffallend von dem der geschilderten Wasser-Utricularien ab, so gilt dies nicht minder auch für die Beschaffenheit des Embryos im Samen*). Bei den genannten Wasser-Utricularien war derselbe vor der Keimung recht dürftig ausgestattet. Hier finden wir ihn schon innerhalb der Samenschale, bei der Loslösung von

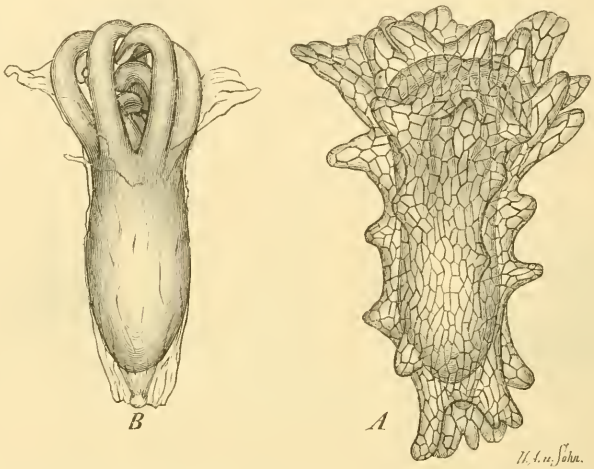


Fig. 44. Utricularia reniformis; Samen frisch aus der Frucht, 20 fach vergr. *A* mit Samenschale, oben sieht man die Primärblätter durchschimmern. *B* Samenschale abpräpariert; der wurzellose Embryo hat eine grössere Anzahl von Primärblättern, deren Spitzen nach innen gebogen sind. Die Primärblätter sind grün.

der Mutterpflanze, mit einer Anzahl grüner Blattorgane versehen; es sind die Samen offenbar nicht für eine Ruheperiode, sondern für sofortige Keimung eingerichtet. Eine Verbreitung derselben durch den Wind erleichtert der Bau der dünnen Samenschale, welche, wie Fig. 44 *A* zeigt, mit lufthaltigen Ausstülpungen versehen ist, die am oberen Ende des Samens eine schirmförmige Erweiterung zeigen. Durch diese Hervorragungen wird nicht nur dem Winde eine grössere Fläche geboten, sondern sie wirken auch als Luftsäcke, wie solche in der Samenschale vieler Orchideen z. B. sich finden; ein weiteres

*) Die Samen wurden durch künstliche Selbstbestäubung der Blüten gewonnen.

bekanntes Beispiel liefern die Pollen der Pinus-Arten. Die Samenschale ist nur eine Zellschicht dick, und da die Aussen- und Innenwände derselben nicht verdickt sind, (nur die gelblich gefärbten Seitenwände der Samenschalenzellen sind verdickt), so sieht man schon innerhalb der Frucht die grünen Blätter des Keimlings durchschimmern. Alles dies zeigt, dass diese Utricularia zu denjenigen Bewohnern feuchter Standorte zählt, bei denen zwischen Aussaat und Keimung eine Ruhepause nicht liegt, was auch durch die direkte Beobachtung bestätigt wird.

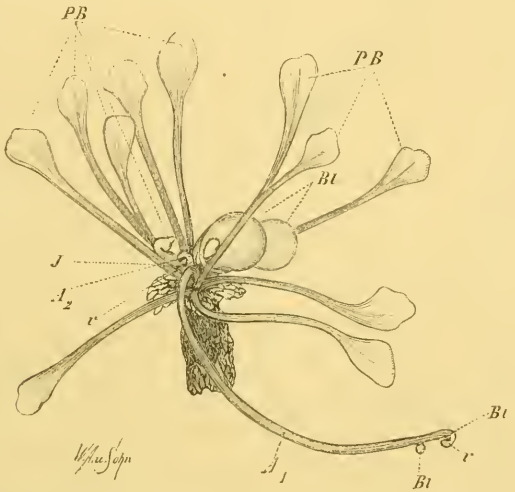


Fig. 45. Utricularia reniformis; Keimpflanze, 8 mal vergr. Dieselbe zeigt 11 Primärblätter, zwei Blasen (*Bl*) und einen Ausläufer (A_1). An dem letzteren zwei Blasenanlagen (*Bl*) und der eingerollte Vegetationspunkt (*v*). Der Vegetationspunkt des Keimsprosses selbst (ebenfalls mit *v* bezeichnet) liegt hinter der jüngsten Blattanlage *J* verborgen; A_2 zweiter noch sehr junger Ausläufer.

Die Keimpflanze entfaltet zunächst eine Anzahl spiralig gestellter Primärblätter (*PB* Fig. 45). Diese haben eine kleine, dünne, lanzettliche Blattspreite. Das Fehlen derselben an den Primärblättern der Wasser-Utricularien kann nicht wundernehmen. Es wird bei Besprechung der Wasserpflanzen zu zeigen sein, dass es bei manchen Pflanzen von dem Medium direkt abhängt, ob das Blatt cylindrisch oder an seiner Spitze zur Blattspreite abgeflacht sich entwickelt. Dem entspricht also auch die Verschiedenheit in der Blattbildung dieser Landform und denjenigen der Wasserformen. Erwähnt sei auch, dass die Primärblätter die Fähigkeit haben, Adventivsprosse zu erzeugen (was bei älteren Blättern dieser Form nicht beobachtet

wurde). Solche finden sich auf der Oberseite nahe der Spitze, und auch die Blattspitze selbst kann dabei weiter wachsen; auch sonst ist die Erscheinung der Bildung von Sprossen auf Blättern bei den

Fig. 46. Utricularia reniformis, Keimpflanze. An derselben hängt noch die Samenschale (*Sa*). Sie hat gebildet eine Anzahl Primärblätter (*P*) mit wenig entwickelter Blattspreite, vier der Altersfolge nach immer grösser werdende Blätter mit Stiel und nierenförmiger Spreite und zwei in den Boden eingedrungene, hier freipräparierte reich verzweigte, blasentragende Ausläufer. Einer derselben (rechts) hat ein Blatt (*F*) getrieben, das einen Achselspross besitzt, dessen Ausläufer (*A*) sichtbar ist. Bei *x* Stellen, an denen die feinen Verzweigungen des Ausläufers abrissen. 2 mal vergr.

Utricularien häufig; dieselben besitzen ein erstaunliches Reproduktionsvermögen. Der Keimspross selbst bleibt zunächst kurz, erst später, nachdem noch mehr Anlagen an ihm aufgetreten sind, verlängert er sich, und zwar bilden sich an ihm zunächst, auf die Pri-

märblätter hin, einige wenige Blasen (*Bl* Fig. 45) und dann Ausläufer, welche in den Boden eindringen (A_1, A_2 Fig. 45). Diese Ausläufer bringen zunächst nur (zweizeilig gestellte) Blasen hervor, dann (ebenfalls zweizeilig angeordnete) blasentragende Seitenzweige, und entwickeln sich schliesslich zu reich verzweigten äusserlich wurzelähnlichen Organen, von denen zwei an der in Fig. 46 abgebildeten älteren Keimpflanze zu sehen sind. Auffallend ist, wie nach Einsenkung der Ausläufer in den Boden die Grösse der neugebildeten Blätter steigt, wie dies ein Blick auf Fig. 46 sofort zeigen wird, die kleinen Primärblätter *P* sind hier noch vorhanden. Die ersten Organe werden eben offenbar auf Kosten der im Embryo abgelagerten Reservestoffe gebildet, die Ausläufer aber führen dem Keimpflänzchen Nahrung aus dem Boden zu, und zwar sehr wahrscheinlich auch organische Verbindungen (vgl. das oben über die Blasen Gesagte). Auch der Keimspross entwickelt sich weiter und schliesst bei normaler Entwicklung mit einem Blütenstand ab. Die Ausläufer begnügen sich aber keineswegs damit, nur Organe der Nahrungsaufnahme für den sich weiter entwickelnden Keimspross zu sein. Sie bringen vielmehr auch Blätter hervor, welche über das Substrat hervortreten, und der Ausläufer rechts hat bereits ein solches Blatt *F* gebildet, das sogar schon einen Achselspross *A* entwickelt hat. Die Blätter stehen auf der Oberseite der Ausläufer und erreichen recht beträchtliche Grösse, sie entsprechen ihrer Stellung nach den „Luftsprossen", welche wir bei wasserbewohnenden Utricularien kennen gelernt haben. Ein Vergleich der Keimpflanzen von Utricularia reniformis mit denjenigen einer Wasser-Utricularia zeigt nun, dass die schwimmenden Sprosse der Wasser-Utricularien ihrer Stellung, Entstehung und Entwicklung nach ganz den „Ausläufern", den kriechenden Sprossen der Land-Utricularien entsprechen. Ehe wir indes auf die biologisch so merkwürdigen Gestaltungsverhältnisse näher eingehen, wird es von Interesse sein, auf die Embryobildung und Keimung noch einiger anderer Arten einen Blick zu werfen.

Die Ausstattung des Embryo im Samen pflegt innerhalb grösserer Abteilungen des Pflanzenreichs eine gleichmässige zu sein. Wir wissen zwar, dass bei saprophytisch oder parasitisch lebenden Pflanzen der Embryo meist als einfacher ungegliederter Körper ausgebildet ist, dass ferner bei einigen Dikotylen der eine Kotyledon des Embryo verkümmert, aber eine solche Mannigfaltigkeit, wie sie bei Utricularia sich findet, ist innerhalb ein und derselben Gattung wohl ohne Beispiel.

Von den mir bekannt gewordenen Utricularia-Embryonen nähert sich derjenige von Utr. orbiculata (Fig. 47) am meisten einem normalen dikotylen Embryo, insofern als am Scheitel des Embryo zwei Anlagen sich finden, die wir als Kotyledonen betrachten dürfen. Damit ist nicht gesagt, dass dieselben bei der Keimung sich zu gewöhnlichen Blattorganen ausbilden müssen, auch die Kotyledonen können schon Umbildungen erfahren. Die Keimung von Utr. orbiculata konnte ich nicht beobachten. Bei anderen Arten erscheinen auch bei der Keimung zunächst zwei Organe, von denen aber nur eines als Blatt, das andere entweder als Schlauch (Blase) oder als blasentragender Ausläufer ausgebildet ist. Die letztgenannte Verschiedenheit darf uns nicht wundernehmen, wir sahen ja, dass auch die an den Keimpflanzen von Utr. reniformis entstehenden Ausläufer zunächst Blasen, dann in derselben Anordnung wie diese blasentragende Ausläufer hervorbringen. Kultiviert man sie so, dass sie längere Zeit nicht in das Substrat eindringen können, so bringen sie statt der blasentragenden Ausläufer nur Blasen hervor.

Fig. 47. Frei präparierter, wurzelloser Embryo von Utr. orbiculata; vergrössert.

Ein derartiges Beispiel bietet Utr. montana*). Der Embryo zeigt hier im Samen noch keine Blattorgane. Bei der Keimung treten an seiner Spitze zwei derselben auf, deren kräftigere sich zum Laubblatt entwickelt, während die andere zum ersten langgestielten Schlauche wird (Bl_1 Fig. 48), der Vegetationspunkt des Keimlings aber entwickelt sich zu einem radiären Sprosse, an welchem (in dem abgebildeten Falle) aufgetreten sind: Zwei weitere Blasen (Bl_2, Bl_3), ein Ausläufer (Al) und eine weitere Blattanlage b. Die Ausläufer aber entwickeln sich auch hier zu weithin kriechenden Sprossen, aus welchen Blätter und Blütenstände hervorgehen, während der Keimspross bei ungestörter Entwicklung mit einem Blütenstande abschliesst. Wie Genlisea, so besitzt auch Utricularia ursprünglich eine mit einem Blütenstande abschliessende Blattrosette, in welcher ausser den Blättern auch Schläuche vorkommen. Dazu kommen nun noch die Ausläufer, resp. die schwimmenden Wassersprosse, welche, obwohl sie mit Blättern äusserlich nichts zu thun haben, da sie unbegrenzt sich weiter entwickeln, Blätter und Blütenstände hervorbringen, doch ursprünglich Blättern homolog sind, deren Charaktere sie

*) Vgl. die früher gegebene Schilderung in Flora 1889, pag. 40.

aber fast ganz abgestreift haben. Es ist hier nicht der Ort, um diese früher von mir erwiesene Homologie ausführlicher zu begründen. Wohl aber muss darauf hingewiesen werden, dass auch jetzt noch nicht selten ein Schwanken zwischen Blatt- und Ausläufer-Bildung eintritt, ein Übergang von Ausläufern zu Blättern und umgekehrt. Für ersteren Fall das auffallendste Beispiel bietet wohl die schöne Utr. Humboldti, eine bis jetzt nur an wenigen Orten Guianas gefundene Art. Dieselbe teilt mit einer andern amerikanischen Art, der Utr. nelumbifolia die eigentümliche Lebensweise. Sie kommt nämlich vor in den Wasseransammlungen einer riesigen, sehr schönen Bromeliacee, der Brocchinia cordylinoïdes, welche eine der Charakterpflanzen für die Savanne oberhalb des Kaieteur-Falles ist. Von Utr. nelumbifolia sagt Gardner*) . . . „eine höchst eigenartige Utricularia-Art . . . wie die meisten (? G.) ihrer Gattungsgenossen, ist sie eine Wasserpflanze, aber was das merkwürdigste ist, man findet sie nur in den Wasseransammlungen in dem Grunde der Blätter einer grossen Tillandsia, welche reichlich eine trockene, felsige Partie des Gebirges (— der Sierra dos Orgãos —) in etwa 5000 Fuss Seehöhe bewohnt. Die Vermehrung erfolgt ausser durch die gewöhnliche Vermehrung durch Samen auch durch Ausläufer, welche vom Grunde der Inflorescenz entspringen. Dieser Ausläufer wächst stets direkt auf die nächste Tillandsia zu, wächst mit seiner Spitze in das Wasser hinein und giebt einer neuen Pflanze den Ursprung, die ihrerseits einen andern Spross aussendet. Ich habe derart nicht weniger als sechs Pflanzen vereinigt gesehen.“ Es wäre aber verfehlt, aus dieser

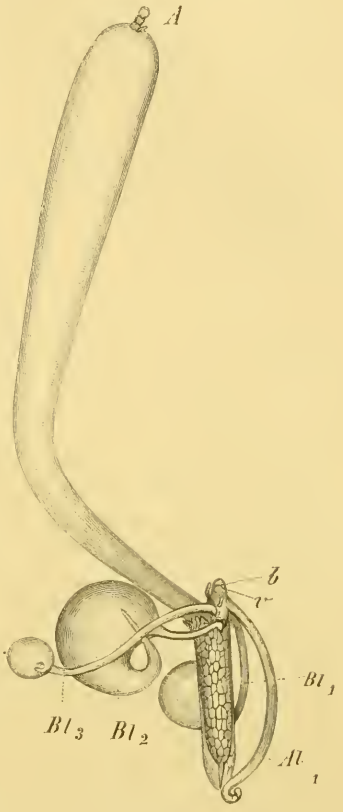


Fig. 48. Keimpflanze von Utricularia montana. Bl_1, Bl_2 und Bl_3 Blasen; Al_1 Ausläufer, *b* jüngste Blattanlage hinter welcher der Vegetationspunkt *v* der Keimpflanze liegt. An der Spitze des Kotyledon hat sich ein „Adventivspross“ *A* gebildet; vergrössert.

*) Travels in Brazil, pag. 402.

Schilderung auf eine Art Symbiose zwischen der Utricularia und der Tillandsia schliessen zu wollen. Denn Utr. nelumbifolia*) wächst auch ohne die Tillandsia in der Kultur recht gut zwischen Torfmoos etc., wobei sie Ausläufer von der Dicke eines starken Gänsefederkieles bildet. Dementsprechend findet sich die Utr. Humboldti nicht nur in den Blattachseln der Brocchinia, sondern an anderen Standorten auch auf feuchtem Boden, als Landpflanze. So am Roraima,**) einem der pflanzengeographisch interessantesten Punkte der Erde. Die Wasseransammlungen der Bromeliaceen bieten diesen beiden Utricularia-Arten vielmehr nur die Möglichkeit, auch auf Orten zu wachsen, der, wie dies bei den genannten Savannenbildungen

*) Ob die unter diesem Namen in Kultur befindliche Pflanze wirklich Utr. nelumbifolia ist, muss ich allerdings dahingestellt sein lassen, um so mehr als das hier gezogene Exemplar noch nicht geblüht hat.

**) Im Thurn (The botany of the Roraima expedition of 1884, Trans. of the Linn. soc. II. ser., vol. II, 1887 pag. 249 ff.) — „at the Kaieteur in the axils of the leaves of this Brocchinia grows a very remarkable and beautiful Utricularia (U. Humboldtii Schomb.) with flower stems 3 or 4 feet long, supporting its many splendidly large violet flowers.“ — „Mingling and vying in height with the rank grass of the the wet parts, their flowers mingling with the blossom of the grasses are plants of wonderful beauty. The everlovely violet-flowered Utricularia Humboldtii Schomb. is there, growing, not, as on the Kaieteur savannah as an epiphyte, but with independent roots in the ground.“ — Im Thurn macht ferner auf die Ähnlichkeit der Roraima-Vegetation mit der des Orgelgebirges aufmerksam, namentlich darauf, dass an beiden Standorten (und ebenso auch auf der Kaieteur-Savannah) die Atmosphäre reich an Wasserdampf ist, was die Möglichkeit der Vegetation einer so riesigen Bromeliacee, wie Brocchinia cordylinoïdes es ist, erklärt, die Füllung der Blattbasen mit Wasser (vgl. 1. Teil pag. 199) ist unter diesen Umständen eben gesichert. „The more I saw of the Bromeliads of the savannah the more striking they appeared. Unlike most other succulent plants they are of a bright light yellowish-green colour, and seem at first sigth very unfitted to find nourishment on this parched plain of earth-bare rock. A second glance, however, shows a special adaptation to the place of growth. The base of each leaf of the rosette — shaped plant is so curved in at its edges against the leaf immediately within it that it forms a large reservoir for water. Each of these receptacles contains from half-pint to a pint; ($^1/_4$—$^1/_2$ l) to that the whole plant is provided with a store of several quarts (1 Quart = 1,13 l) of water. These receptacles being fully exposed to the sun, the water within them must evaporate quickly; but the heavy dew which falls here and the thick clouds of mist which continually rise by night and during the early morning from the (Kaieteur-) fall and drop back on this plain in the form of rain must continually renew the store.“ (Im Thurn, among the Indians of Guyana, London 1883, pag. 69.)

der Fall ist; ihnen vermöge seiner trockenen, steinigen Beschaffenheit sonst keine Existenzmöglichkeit bieten würde. Die Wasseransammlungen in den Bromeliaceenblättern aber zeigen ohnedies ein reiches Tierleben, so dass die Bedingungen auch für den Tierfang der Blasen hier recht günstige sind; in der That fand ich auch in den Blasen der Utricularia Humboldti vielfach kleine Tiere gefangen. Zu einer solchen Lebensweise sind nun aber nur starke, stattliche Utricularien befähigt. Denn einerseits handelt es sich darum, die Blattflächen der Luftblätter über die Blattbasen der Bromeliaceen emporzuheben, andererseits müssen diese Utricularien die Fähigkeit besitzen, lange Ausläufer zu bilden, denn die unteren Blätter der Bromeliaceen sterben der Altersfolge nach ab, die Wassernischen gehen zu Grunde, und dies würde auch das Schicksal der Utricularien sein, wenn sie nicht durch ihre Ausläufer- und Samenbildung die Fähigkeit des Wanderns besitzen würden.

Die Samen von Utr. nelumbifolia sind mir nicht bekannt, das hier kultivierte Exemplar hat noch nicht geblüht. Die von Utr. Humboldti haben einen sehr eigentümlichen, an den von Utricularia reniformis erinnernden Embryo (Taf. XIV, Fig. 3). Wie bei der letzteren Pflanze ist der Embryo schon im Samen weit entwickelt und offenbar auf sofortige Keimung eingerichtet. Dass aber diese Art an nässeren Standorten lebt als Utricularia reniformis, zeigt sich schon an den Primärblättern des Embryo, diese sind nämlich geteilt, einigermassen ähnlich den Blättern der Wasserformen; weiter innen findet sich der radiäre Vegetationspunkt mit Blatt- und Blasenanlagen.

Ältere in den Wasseransammlungen der Blattblasen von Brocchinia wachsende Pflanzen hatte ich durch die Freundlichkeit des Herrn E. im Thurn in dessen Garten in Morawhanna zu untersuchen Gelegenheit. Die Pflanzen treiben lange Ausläufer, welche von einer Blattbasis zur andern wandern. Sie besitzen einerseits langgestielte Luftblätter, andererseits, wie die Abbildung einer jungen Pflanze Fig. 1 auf Taf. XIV zeigt, auch ausser den Ausläufern dünne, zarte, geteilte Wasserblätter. Diese sind aber nichts anderes als abgeflachte Ausläufer, man kann zwischen Wasserblättern und Ausläufern alle Übergangsstufen finden, die letzteren sind eben, wie schon mehrfach betont wurde, Blättern homolog, nur dass die Umbildung soweit gegangen ist, dass die Grenze zwischen Blatt und Spross hier aufhört. Auch der Fall, dass Blätter an ihrer Spitze als Ausläufer weiter wachsen, kommt, wie in meiner früheren Arbeit des Näheren ausgeführt ist,

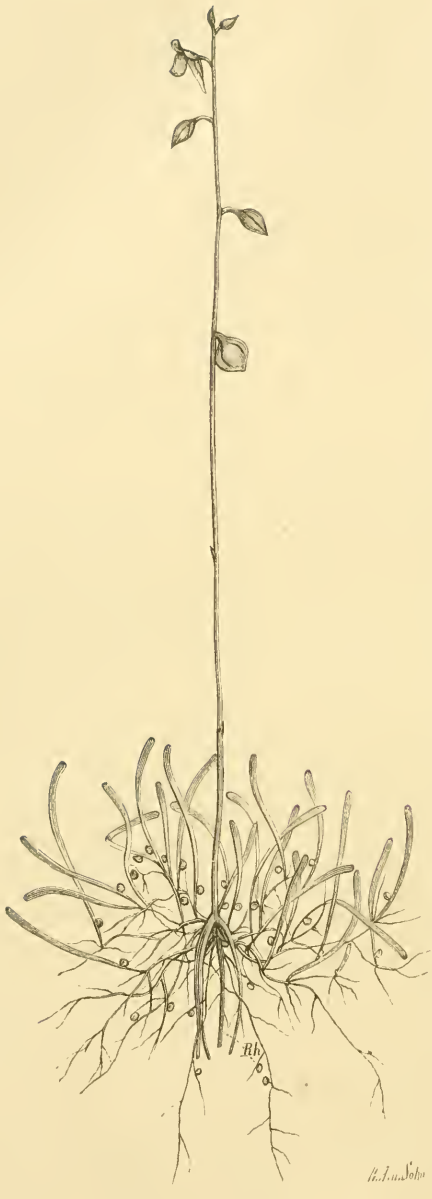


Fig. 49. Utricularia bifida. Blühende Pflanze, an der Basis derselben entspringen eine Anzahl blatt- und blasentragende Ausläufer (die aber nicht alle gezeichnet sind), sowie die blattlosen Rhizoïden *Rh*.

mehrfach vor. Es wird dies, wie überhaupt die eigentümliche Entwicklung der Blattorgane, dadurch ermöglicht, dass die Utricularienblätter im Gegensatz gegen die Blätter anderer dikotylen Pflanzen an ihrer Spitze lange in embryonalem, bildungsfähigem Zustande verharren. Auch sonst ist die Triebkraft dieser Blätter eine überraschend grosse. Nicht nur giebt es Arten, deren Blätter normal Ausläufer, ja statt deren auch ein neues Blatt erzeugen, sondern die Bildung von „Adventivsprossen“ auf den Blättern ist bei Land- und bei Wasserformen eine ungemein verbreitete. Die kleinen schildförmigen Blätter der Utricularia peltata, einer Landform, fand ich zuweilen ganz bedeckt damit; es ist hier eben eine Plasticität vorhanden, welche sonst bei höheren Pflanzen ohne Beispiel ist, und ein Gegenstück allenfalls findet bei Formen, wie sie die Siphoneen unter den niederen Pflanzen darbieten.

Es wurde schon erwähnt, dass die Ausläufer der Landformen auch Blütenstände hervorbringen. Die letzteren entwickeln an ihrer Basis ausser gewöhnlichen Ausläufern bei manchen Arten auch noch

wurzelähnliche Organe, welche in den Boden eindringen, und denen neben der Aufgabe, die Inflorescenzen zu stützen, auch noch die der Wasserzufuhr zukommen dürfte. Wir können sie als Rhizoïden bezeichnen (*Rh.* Fig. 49). Mit Wurzeln haben sie morphologisch nichts zu thun, vielmehr sind alle untersuchten Utricularien vollständig wurzellos. Die Rhizoïden sind nur umgebildete Ausläufer (also ebenfalls Blättern homolog), welche unter Umständen auch an ihrer Spitze wieder in gewöhnliche Ausläufer übergehen können. Sie unterscheiden sich von den letzteren durch die Unterdrückung der Blatt- und Blasenbildung, begrenztes Wachstum und (damit im Zusammenhange) eine besonders dichte Bedeckung mit schleimabsondernden Haaren. Diese Rhizoïden sind vielfach die an Herbarexemplaren allein noch vorhandenen Organe, weil die anderen abgerissen und im Boden stecken geblieben sind, und da an ihnen keine Blasen vorhanden sind (oder doch nur ausnahmsweise auftreten), so erklärt es sich leicht, wie Autoren, denen nur Herbarexemplare zur Verfügung standen, behaupten konnten, Blasen seien bei den Land-Utricularien seltener und könnten wenig oder nichts nützen*). In der That sind sie auch bei diesen sehr zahlreich und fangen viele kleine Tiere, wenn sie an ihren natürlichen Standorten wachsen. Bei kultivierten Land-Utricularien ist dies allerdings anders. Utricularia bifida z. B. wächst und blüht in Kultur sehr üppig und setzt (offenbar durch Selbstbestäubung) zahlreiche keimfähige Samen an. Die Untersuchung einer grösseren Anzahl von Blasen dieser Art zeigte, dass dieselben entweder keinen Inhalt führten oder Diatomeen und winzige Tierchen in geringer Zahl einschlossen, namentlich aber Bodenteilchen, mit denen einige Blasen ganz vollgestopft waren. Von einer einigermassen ausgiebigen Aufnahme animalischer Substanz wird unter diesen Umständen keine Rede sein können. Kultivierte Pflanzen aber befinden sich eben überhaupt unter abnormen Bedingungen, und es wäre verfehlt, von ihnen aus auf die Nutzlosigkeit der Blasen bei wild wachsenden Pflanzen schliessen zu wollen. In der That waren die Blasen in Ceylon gesammelter Exemplare reichlich mit gefangenen Tieren versehen. — Wie bei den übrigen mit Schlauchblättern versehenen „Insektivoren“ lassen sich nämlich auch bei Utricularia Einrichtungen nachweisen, welche geeignet sind, kleine Tiere anzulocken und festzuhalten; am abweichendsten sind die letzteren.

Die Schläuche oder Blasen der Utricularien sind nämlich vor allen anderen Schlauchblättern dadurch ausgezeichnet, dass sie keine

*) Benjamin in Bot. Zeit. 1848, p. 2.

freie, sondern eine durch eine Klappe (*Kl*, Fig. 50) verschlossene Eingangsöffnung besitzen. Die Klappe versieht den Dienst, der sonst den Reusenhaaren zukommt, d. h. sie gestattet wohl den Eintritt nach innen, nicht aber den nach aussen, da ihr freies Ende auf einem hufeisenförmigen Rahmen als Widerlager ruht (vgl. den Längsschnitt

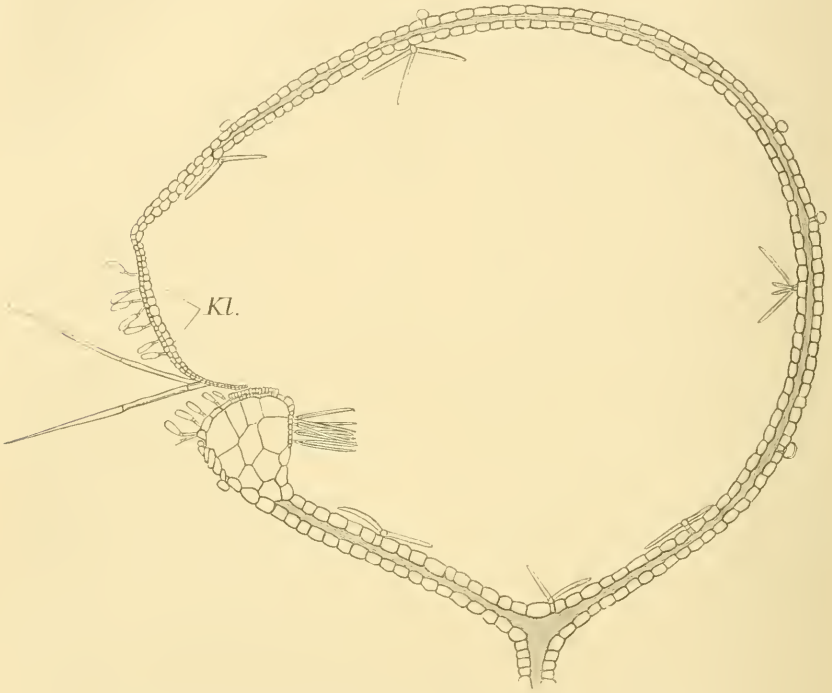


Fig. 50. Utricularia flexuosa. Längsschnitt durch eine Blase, vergrössert. Das rudimentäre Gefässbündel ist nur durch Schraffierung angedeutet, die vierarmigen Haare des Innern sind teilweise abgeschnitten. *Kl* die Klappe, auf derselben nach aussen Schleimhaare und zwei Borstenhaare getroffen.

Fig. 50). Es ist übrigens Utricularia nicht die einzige Pflanze, bei der ein solcher Klappenverschluss von Schlauchblättern vorkommt. Vielmehr findet sich derselbe merkwürdigerweise auch bei Arten zweier Lebermoosgattungen. Eines derselben wurde früher schon geschildert (I. Teil, pag. 184), es sei hier darauf verwiesen. Colura*) nähert sich im Bau seiner Blätter Utricularia noch mehr als dies bei Physiotium

*) Die Morphologie und Entwicklungsgeschichte dieses merkwürdigen Lebermooses ist behandelt in des Verf. „Morphologische und biologische Studien". Ann. des jardin botanique de Buitenzorg, vol. VII und vol. IX.

der Fall ist, insofern als die Schlauchblätter des ersteren Lebermooses mit einer Klappe versehen sind, welche auf einem Rahmen ruht, der verhindert, dass sie von innen leicht geöffnet werden kann. Fig. 9 auf Taf. XXI mag den Habitus eines solchen Schlauchblattes (von einer neuen Art, Colura Karsteni, Goeb.) veranschaulichen. Die Klappe ist durch Punktierung angedeutet, sie führt in den sackförmigen Endteil des Blattes (vgl. den Querschnitt Fig. 10 derselben Tafel). Was Utricularia anbelangt, so erhält man über den Bau der Eingangsöffnung wohl die zutreffendste Vorstellung, wenn man sich einen kurzen weiten Trichter denkt, dessen eine Hälfte (die obere) viel zarter und grösser ist als die untere, und dieser mit ihrem hinteren freien Rande anliegt.

Die Entwicklungsgeschichte der Blasen stimmt mit der anderer Schlauchblätter zunächst überein. Die Blasen sind nämlich auch hier zweifellos umgewandelte Blattorgane*), dafür spricht schon die Analogie mit der naheverwandten Genlisea, aber auch alle Erscheinungen bei Utricularia selbst, wir finden die Blasen entweder an Stelle ganzer Blätter oder an Stelle einzelner Blattzipfel, an den Blättern der Land-Utricularien stehen sie meist auf der Blattunterseite (Fig. 51), ausserdem finden sie sich, wie Fig. 50 zeigt, hier namentlich auch an den im Boden wurzelähnlich sich verbreitenden Ausläufern.

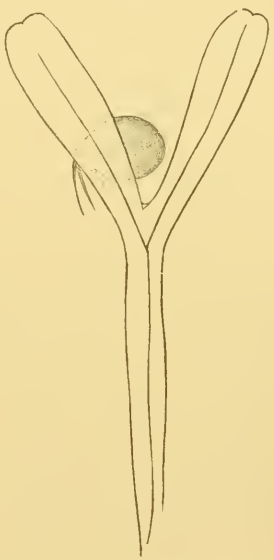


Fig. 51. Utricularia bifida. Blatt, welches sich abnormer Weise gegabelt hat, auf der Unterseite eine Blase.

Die Entwicklung der Blase (Taf. XXII, Fig. 1—4 beginnt, indem an der Blasenanlage sich eine Vertiefung bildet, und zwar gehört dieselbe der Blattoberseite an, ebenso wie bei Genlisea, Sarracenia u. a. Wie dort bildet sich auch hier auf der Blattoberseite eine sich an die Blattränder anschliessende Wucherung (*W* Fig. 1), hinter welcher eine grubenförmige Vertiefung liegt. Der Längsschnitt Fig. 1, Taf. XXII zeigt die Grube nach aussen nach weit geöffnet, sie verengert sich bei weiterem Wachs-

*) Pringsheims gegenteilige Ansicht ist, wie auch andere Angaben seiner Abhandlung (so die über eine angebliche Scheitelzelle des Stammvegetationspunktes, die Stellung der Blütenstände etc.) irrig.

tum zu einer Spalte, indem der obere Teil (die Blattspitze ist mit *s* bezeichnet) der Blasenanlage stärker sich einkrümmt (Taf. XXII, Fig. 2). Im einfachsten Falle geht die Weiterentwicklung in der Weise vor sich, dass die Spitze der Blattanlage (*s*) sich zu der für die Utriculariablasen charakteristischen Klappe, welche im Unterschied gegen die übrigen Teile der Blase nur aus zwei Zellschichten besteht, verlängert. Da gleichzeitig auch die zum Widerlager sich gestaltende Wucherung *W* sich verbreitert, so wird der Eingang an einer jungen Blase trichterförmig gestaltet, wobei zu bemerken ist, dass die obere schwächere Trichterwand, nach innen konkav eingebogen, der unteren anliegt, wie dies Taf. XXII, Fig. 4 zeigt, welche eine aufgeschnittene junge Blase von innen zeigt. Bei einigen Arten aber wird der Eingangstrichter noch über die Klappe hinaus verlängert (man vergleiche z. B. die in Fig. 53 gegebene Abbildung einer Blase von Utricularia rosea, welche einen weiten trichterförmigen Eingang zeigt, von der Klappe aber ist hier noch gar nichts zu sehen), was geschieht, indem die Blasenwand an der Stelle, wo sie in die Klappe übergeht, einen Auswuchs (*T* in Fig. 3) bildet, der je nach der Art, um welche es sich handelt, mehr oder minder beträchtliche Grösse erreichen kann. So ist denn an den fertigen Blasen der Eingang bei den verschiedenen Arten verschieden gestaltet, und es lassen sich diese Gestaltungsverhältnisse in Beziehung bringen einerseits zur Anlockung kleiner Tiere, andererseits zur Abhaltung grösserer. Vor allem ist auffallend die Vermehrung und Vergrösserung schleimabsondernder Haare, welche vielfach so gestellt sind, dass sie ein dem Schleim nachgehendes Tier direkt auf den Eingang zuleiten. Dass aber in der That kleine Wassertiere derartigem Schleim nachgehen, wohl um ihn zur Nahrung zu benützen, hat Büsgen neuerdings nachgewiesen. So sehen wir auf dem Blasenlängsschnitt Fig. 50 Schleimhaare in reichlicher Menge auf der Klappe, und nicht minder auch auf dem „Widerlager“ derselben, wo sie so dicht gedrängt sind, dass sie als ein gleichmässiger Überzug desselben (Pflasterepithel) erscheinen. Und manche Utricularien zeigen gerade in dem mittleren Teile der Klappe eine Anhäufung oder besondere Ausbildung der Schleimhaare. So erscheint auf der Klappe von Utricularia stellaris zwischen vier Haaren (ähnlich den in Fig. 50 auf der Klappe entspringenden) ein besonders grosse, mit kugeliger Endzelle versehenes Schleimhaar, das durch seine Grösse und die Stellung zwischen den Haaren besonders hervortreten muss. Ein Tier, welches sich demselben nähert, wird leicht an der Klappe an-

stossen, und dann rasch in der Blase für immer verschwinden. Noch hervortretender ist dies bei Utricularia purpurea (Fig. 52). Hier sind die schleimabsondernden Haare der Klappe beschränkt auf ein Gewebepolster, welches im mittleren Teile der Klappe entspringt, sie besitzen eine sehr lange Stielzelle, und markieren ebenfalls die Stelle, an welcher der Eintritt am leichtesten erfolgen kann.

In anderen Fällen führen Reihen schleimabsondernder Haare auf den Eingang zu. So besonders auffallend bei Utricularia rosea, Fig. 53.

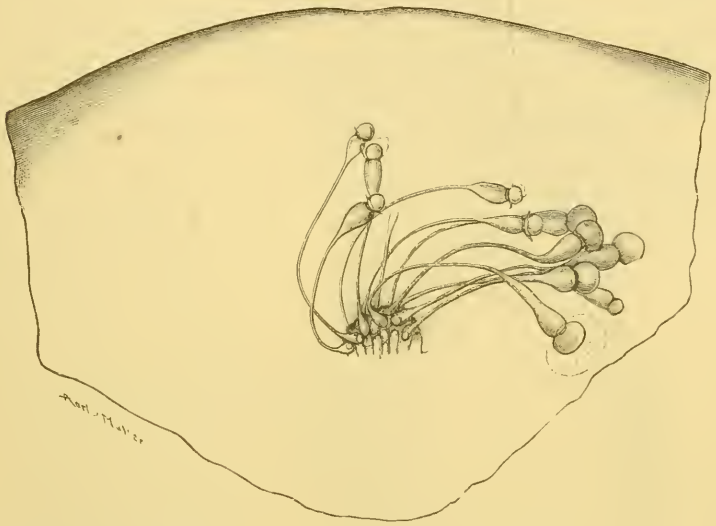


Fig. 52. Utricularia purpurea. Stück der Klappe einer Blase, stark vergr. Auf der Aussenseite der Klappe entspringt auf einem Zellpolster eine Gruppe langgestielter schleimabsondernder Haare.

(die Artbezeichnung ist nicht sicher) und Utricularia Warburgi, Fig. 54 u. 55. Bei beiden ist der Blaseneingang trichterförmig gestaltet und besetzt mit nach unten konvergierenden Reihen von schleimabsondernden Haaren. Ausserdem entspringt bei beiden im oberen Ende des Eingangtrichters eine bei Utricularia rosea wenig, bei der zweiten Art aber sehr auffällig vorspringende, messerklingenförmige Leiste (Fig. 54), welche gleichfalls Schleimhaare trägt. Diese Leiste teilt den Eingangstrichter gewissermassen in zwei Abteilungen, und wird so grössere Tiere am Eintritt verhindern.

Das tritt besonders auffallend auch hervor an den Blasen von Utr. peltata, einer kleinen, landbewohnenden Art. Auch hier finden sich, wie die Seitenansicht Fig. 2 auf Taf. XIV zeigt, ähnlich wie bei

Utricularia rosea, am trichterförmigen Eingang nach innen konvergierende Haarreihen. Die Haare derselben sind aber an ihrer Basis mit einander vereinigt, so dass flügelförmige, nach dem Eingange zu konvergierende und hier niedriger werdende Leisten entstehen, zwischen denen kleine Tiere hindurch zu gehen haben. Da die in der Medianebene der bestehenden Leisten am weitesten vorspringen, und die Haare nach unten über den Blaseneingang hergebogen sind, so ist ein Eindringen grösserer Tiere hier kaum möglich. Erwähnt sei noch, dass in dem trichterförmigen Blaseneingang stets Schmutz (Bodenteilchen etc.) angehäuft ist, der durch den Schleim wohl festgehalten wird. Da unter demselben sich auch organische Reste vielfach befinden, so ist wahrscheinlich, dass die Zersetzungsprodukte derselben von der Blase aufgenommen werden.

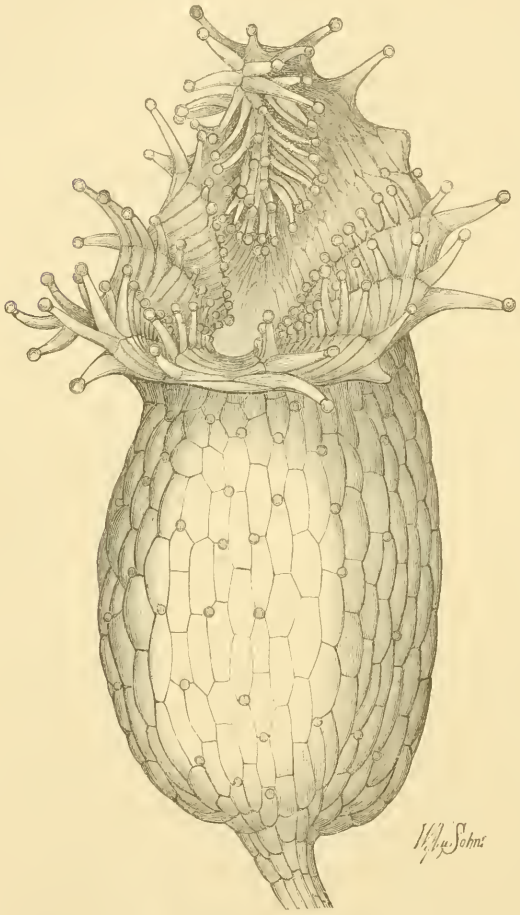


Fig. 53. Utricularia rosea. Blase mit trichterförmigem Eingang, der mit nach innen konvergierenden Reihen schleimbildender Drüsenhaare besetzt ist. Auf der einen Seite ist die Wand des Trichters länger und trägt hier einen drüsenbesetzten Kamm. Stark vergr.

Wir dürfen wohl annehmen, dass die beiden langen Vorsprünge, welche sich am Blaseneingange von Utricularia reniformis (vgl. Fig. 45) Humboldti und manchen anderen, ebenso die Fortsätze am Blaseneingang von Utricularia vulgaris (Fig. 56) u. a. gleichfalls imstande sind, grössere Tiere, welche die Blase schädigen könnten, abzuhalten. Für kleinere

aber werden sie, namentlich wenn sie mit schleimabsondernden Drüsen besetzt sind, ebenso wie die Vorsprünge in dem Blasentrichter von Utricularia Warburgi, peltata u. a. zugleich als Leitwege zum Blaseneingang dienen. Dass übrigens selbst verhältnismässig grosse Tiere

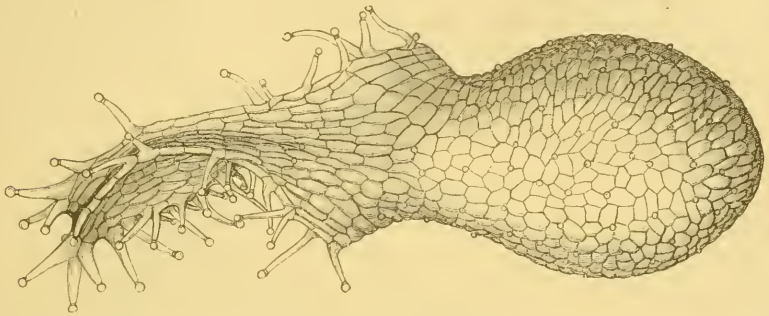


Fig. 54. Utricularia Warburgi, Blase von oben. Auf der Unterseite des langvorgezogenen oberen Teiles des Blaseneinganges ein breiter Vorsprung, mit langgestielten Schleimdrüsen besetzt; circa 40 mal vergrössert.

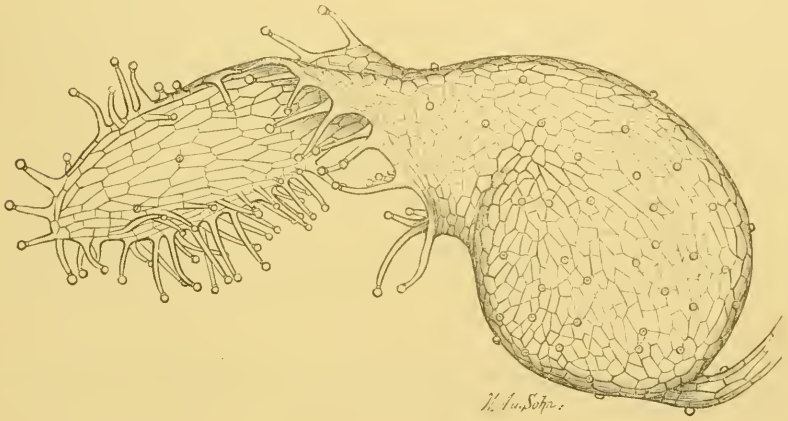


Fig. 55. Utricularia Warburgi, Blase von der Seite, um den langen mit Drüsen besetzten Rüsselvorsprung zu zeigen; circa 40 mal vergrössert.

sich in die Blasen einzudrängen vermögen, und dass sie offenbar einen „Drang“ haben, in dieselben hineinzukriechen, zeigt die Thatsache, dass Insektenlarven, welche länger sind als der Längsdurchmesser des Innenraumes der Blasen, in denselben gefunden werden (Fig. 5 auf Taf. XIV). Ist doch unsere Utricularia vulgaris neuerdings sogar als „fischfangende Pflanze“ ausposaunt worden, weil ge-

legentlich ganz kleine Fischchen sich in die Blasen verirren. So lange Tiere wie die in der angeführten abgebildeten Larve, müssen natürlich allmählich in die Blase hineinkriechen. Bei kleineren Tieren ist der Vorgang ein anderer. Eine Reizbarkeit der Klappe ist dabei nicht im Spiele, wie man nach Analogie mit Dionaea und nach dem raschen Verschwinden der Tiere vielleicht annehmen könnte, vielmehr handelt es sich nur darum, dass die Klappe elastisch eingebogen

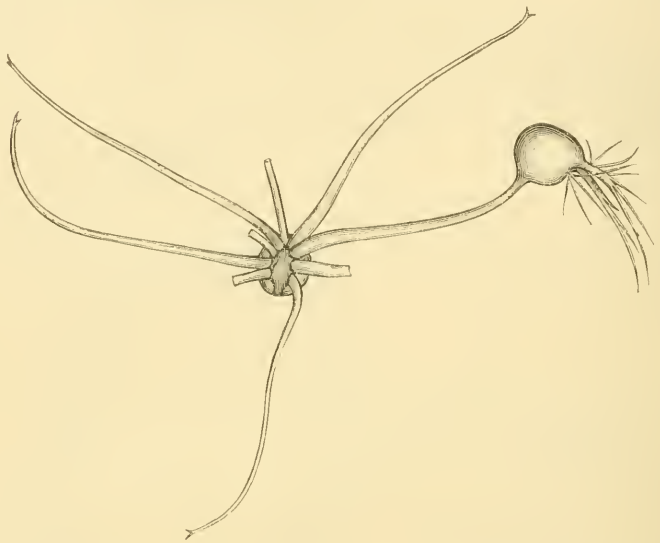


Fig. 56. Utricularia vulgaris, Keimpflanze. (Mittlerer Teil derselben war durch Beschädigung undeutlich.) Ein Primärblatt hat an der Spitze eine Blase, welche mit zwei langen, antennenähnlichen Fortsätzen versehen ist, hervorgebracht; 10 mal vergr.

wird, wodurch eine Öffnung entsteht, in der das Tier verschwindet (wobei der auf dem Widerlager abgesonderte Schleim das Hineingleiten erleichtern mag), worauf die Klappe dann sofort sich wieder so biegt, dass der Eingang verschlossen ist. Im Innern der Blasen sterben die Tiere früher oder später ab. Der auch im Innern der Blasen gebildete Schleim mag vielleicht den Tod durch Erstickung beschleunigen, und es hängt damit vielleicht zusammen, dass in manchen Blasen (jungen, in denen die Schleimabsonderung noch eine ausgiebigere ist) die Tiere rascher zu Grunde gehen, als in anderen (älteren), in denen man die gefangenen Tiere noch tagelang herumschwimmen sehen kann. Andererseits wird dieser Schleim auch Spalt-

pilzen als Nährboden dienen können, und sie sind es offenbar, welche den Zerfall der Tierleichen bedingen, während die Ausscheidung eines verdauenden Fermentes hier durchaus nicht nachgewiesen ist. Dass aber die zersetzte Tiersubstanz von der Blase aufgenommen wird, kann nach dem unten Mitzuteilenden nicht bezweifelt werden. Namentlich wird man dabei, wie dies schon Darwin gethan hat, an die vier-

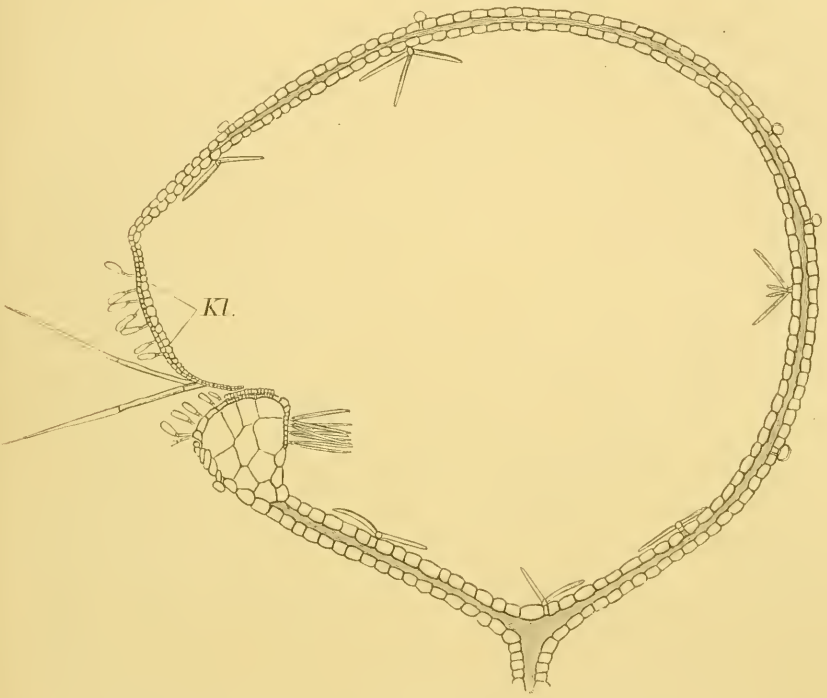


Fig. 57. Utricularia flexuosa. Längsschnitt durch eine Blase, vergrössert. Das rudimentäre Gefässbündel ist nur durch Schraffierung angedeutet, die vierarmigen Haare des Innern sind teilweise abgeschnitten. *Kl* die Klappe, auf derselben nach aussen Schleimhaare und zwei Borstenhaare getroffen.

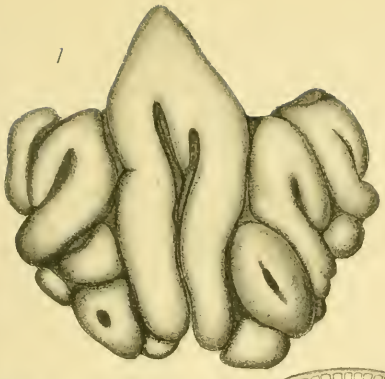
oder zweiarmigen Haare denken, welche auf der Innenfläche der Blase sitzen (Fig. 57). Alle die verschiedenen Haarbildungen lassen sich aber auf einen, allen Lentibularieen gemeinsamen Typus zurückführen, der oben schon bei Besprechung von Pinguicula erläutert wurde. Wie dort die secernierende Kopfzelle des Haares Teilungen erfährt (vgl. namentlich auch das über Genlisea Gesagte), so ist dies auch bei Utricularia vielfach der Fall. Die Schleimhaare der vegetativen Teile haben vielfach z. B. bei Utricularia vulgaris eine zwei-

geteilte Endzelle; geht die Teilung weiter, und wächst jede der vier Teilzellen schlauchförmig aus, so erhalten wir die vierarmigen Haare im Innern der Blase.

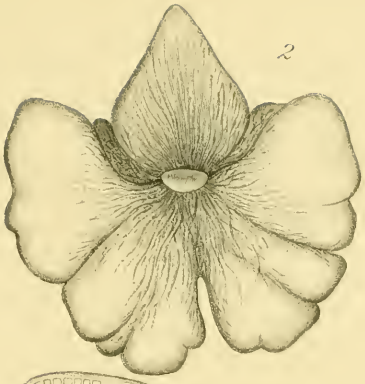
Folgen demnach die secernierenden Haare bei allen Lentibularieen einem gemeinsamen Typus, so lässt sich ein solcher auch in dem Gesamtaufbau erkennen. Wir betrachten Formen wie Pinguicula mit schleimbedeckten, rosettenförmig gestellten Blättern und centralem Blütenstand als dem Ausgangspunkt der Reihe nahestehende. Von hier aus zweigen sich Genlisea nach der einen, Utricularia nach der andern Seite ab; dass sie die Wurzelbildung eingebüsst haben ist nicht zu verwundern, da sie ganz oder teilweise Wasserpflanzen sind. Genlisea weicht von der hypothetischen Stammform noch wenig ab, er besitzt ausser den sehr eigentümlichen Schläuchen noch die Blattrosette wie Pinguicula. Diese ist auch bei den Land-Utricularien noch vorhanden, aber hier sind Umbildungen der Blätter vorgekommen, die zu dem Wunderbarsten gehören, was im Pflanzenreich bekannt ist, und die Grenze zwischen Spross und Blatt verwischen. Die Wasserutricularien unterdrücken, wie wir sehen, den terminalen Blütenstand der Keimpflanze, haben aber noch eine, wenngleich oft recht reduzierte Blattrosette, während der Schwerpunkt der Entwicklung in die (Blättern homologen) schwimmenden Wassersprosse fällt.

Bietet so die Ableitung der Formen ein trotz aller äusseren Verschiedenheiten einigermassen befriedigendes Bild, so kann nicht dasselbe gesagt werden über die Entstehung der Schläuche. Wie diese aus gewöhnlichen Blättern sich herausgebildet haben mögen, bleibt durchaus unklar; indes mag weiter unten, nach Besprechung der physiologischen Vorgänge bei den insektivoren Pflanzen, versucht werden, eine Vorstellung aufzustellen, welche auch für die Gestaltungsverhältnisse einen allgemeineren Gesichtspunkt zu bieten sucht. Gerade bei den Lentibularieen zeigt sich besonders deutlich, dass ein tieferes Eindringen in die biologischen Verhältnisse nicht ohne eingehende morphologische Orientierung erfolgen kann, wie sie in möglichster Kürze oben zu geben versucht werde.

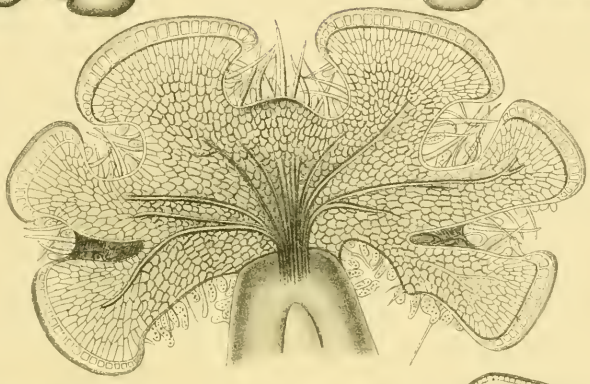
Druck von Pöschel & Trepte in Leipzig.



1



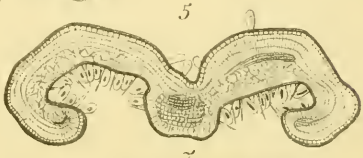
2



3

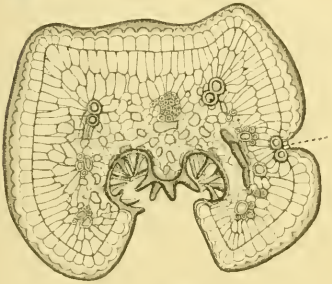
4

8

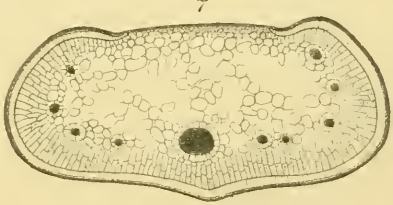


5

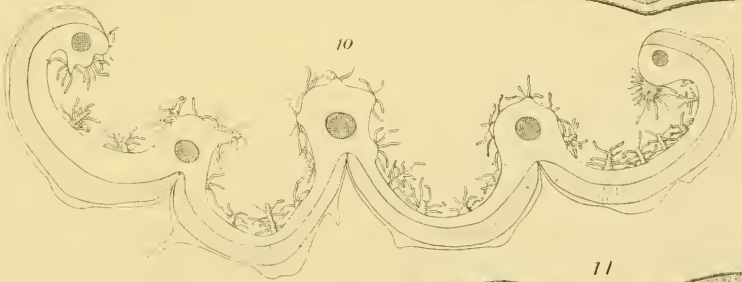
6



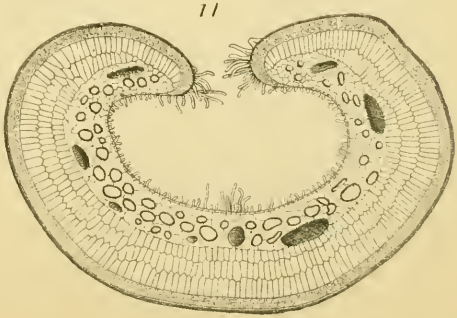
12



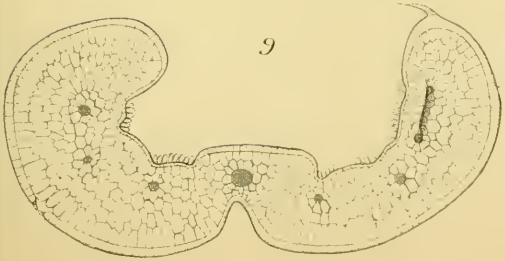
7



10



11

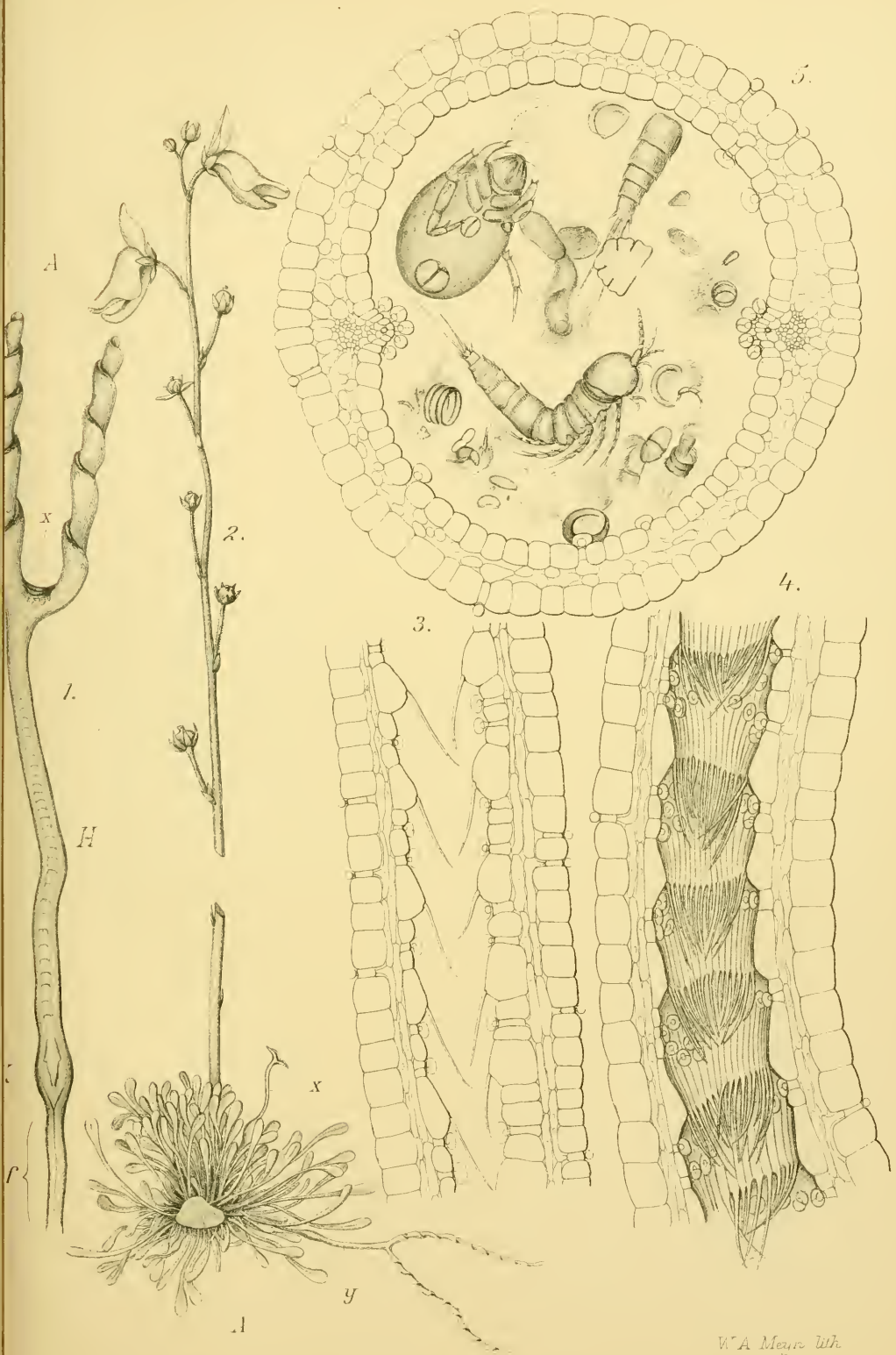


9

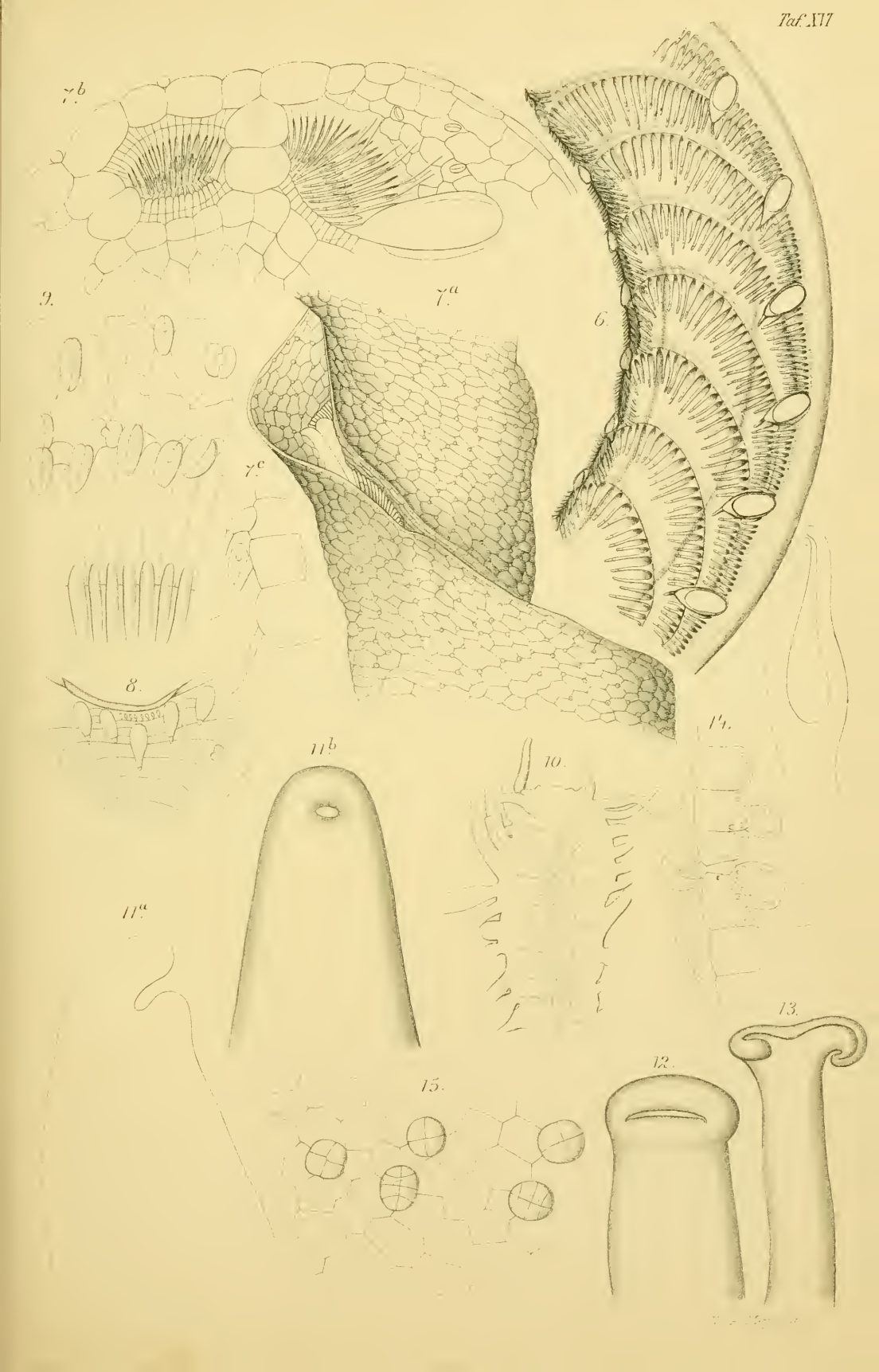
W. A. Meyn lith

W.A. Meyn lith

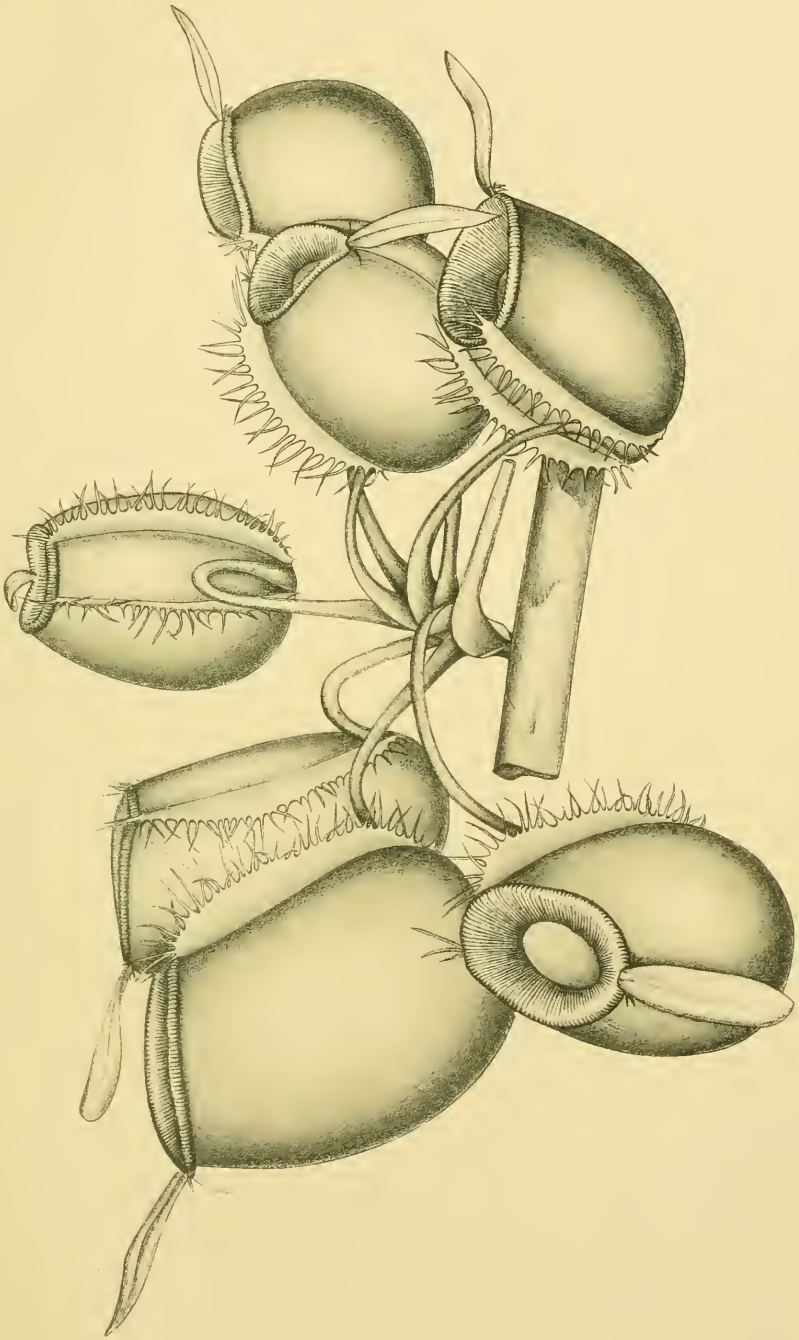
W. A. Meyn lith.



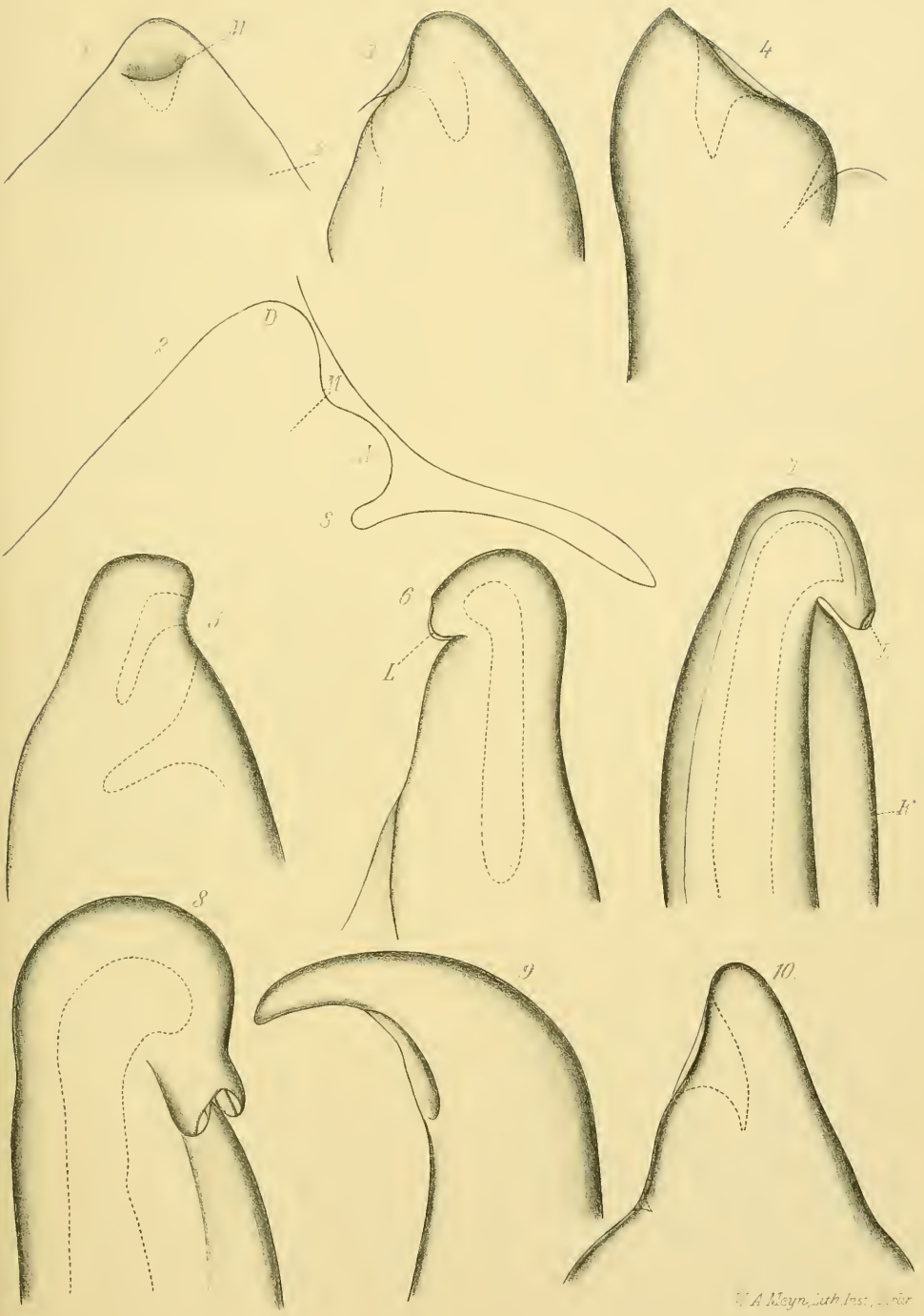
W. A. Meyn lith.


7b
9.
7a
6.
7c
8.
14.
11b
10.
11a
13.
12.
15.

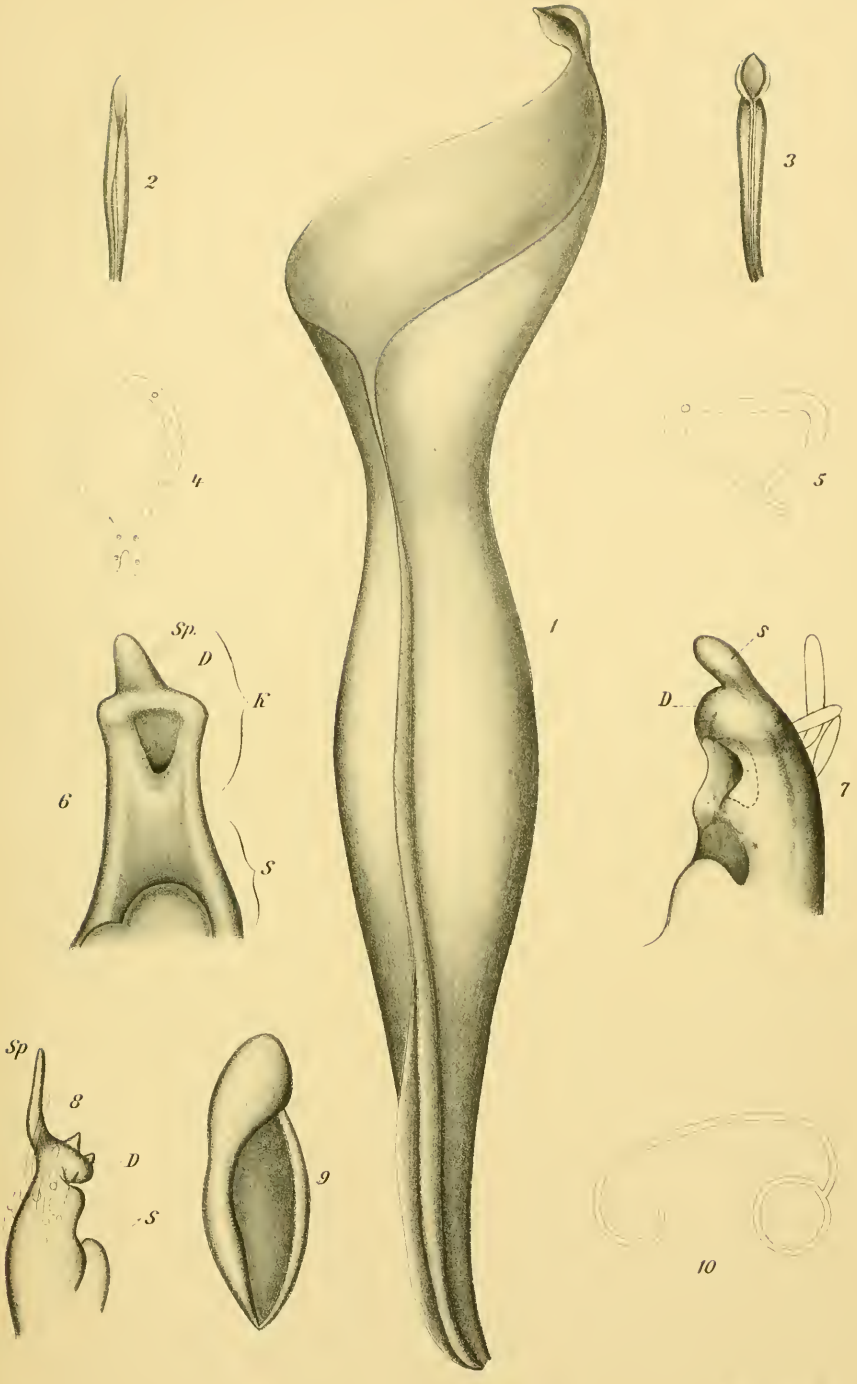
W. A. Meyn lith

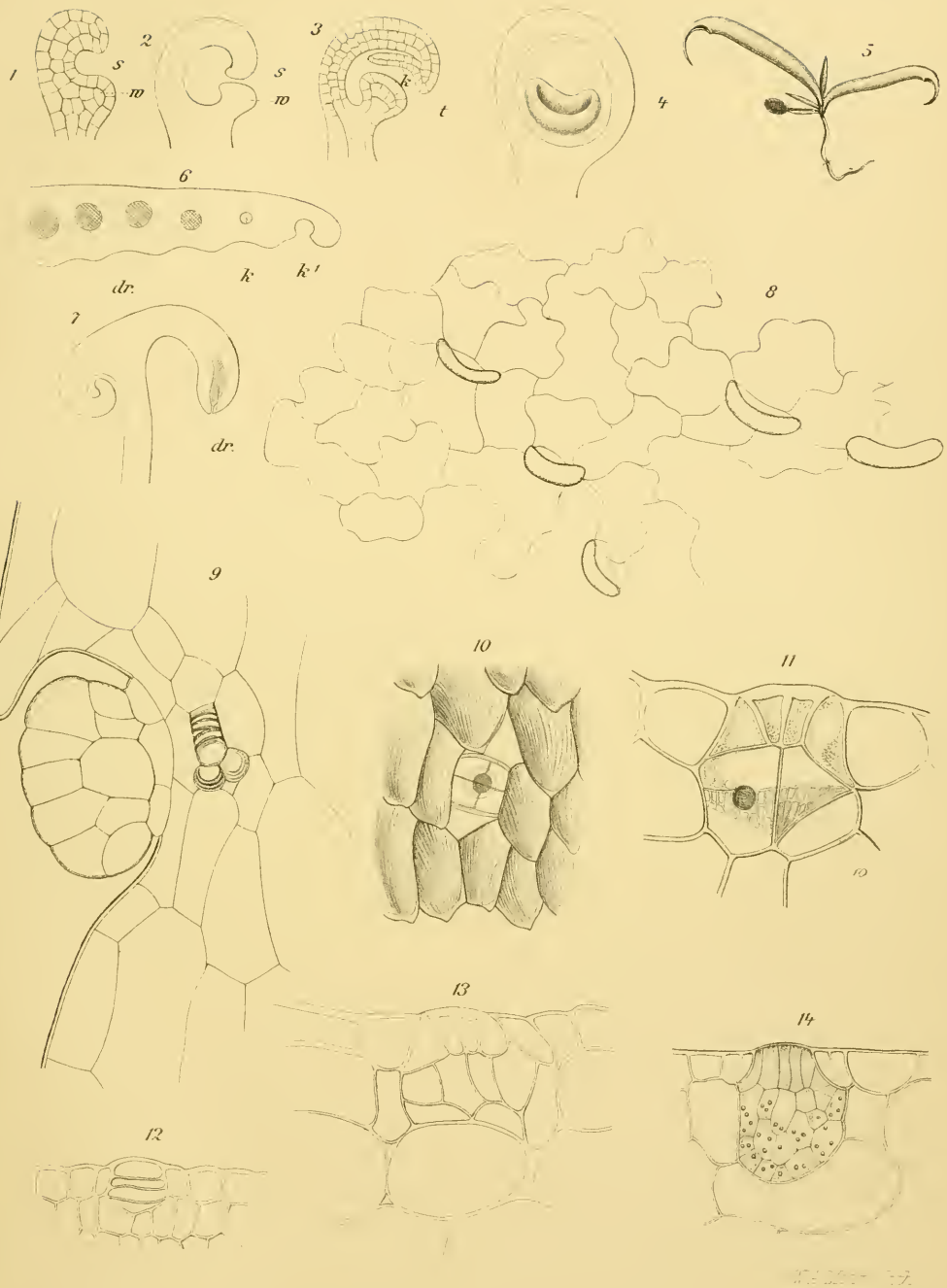


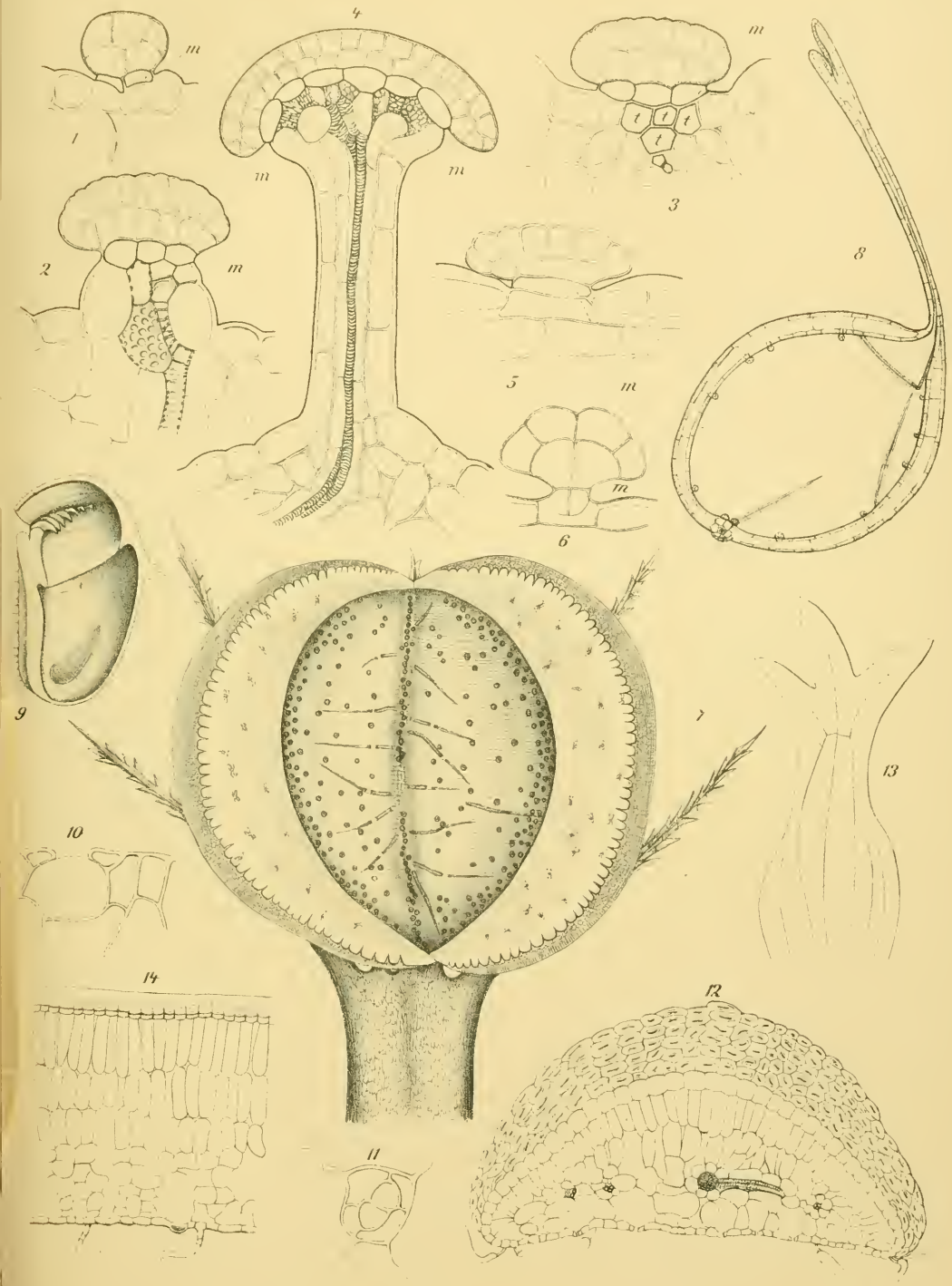
W.A.Meyn lith. Berlin

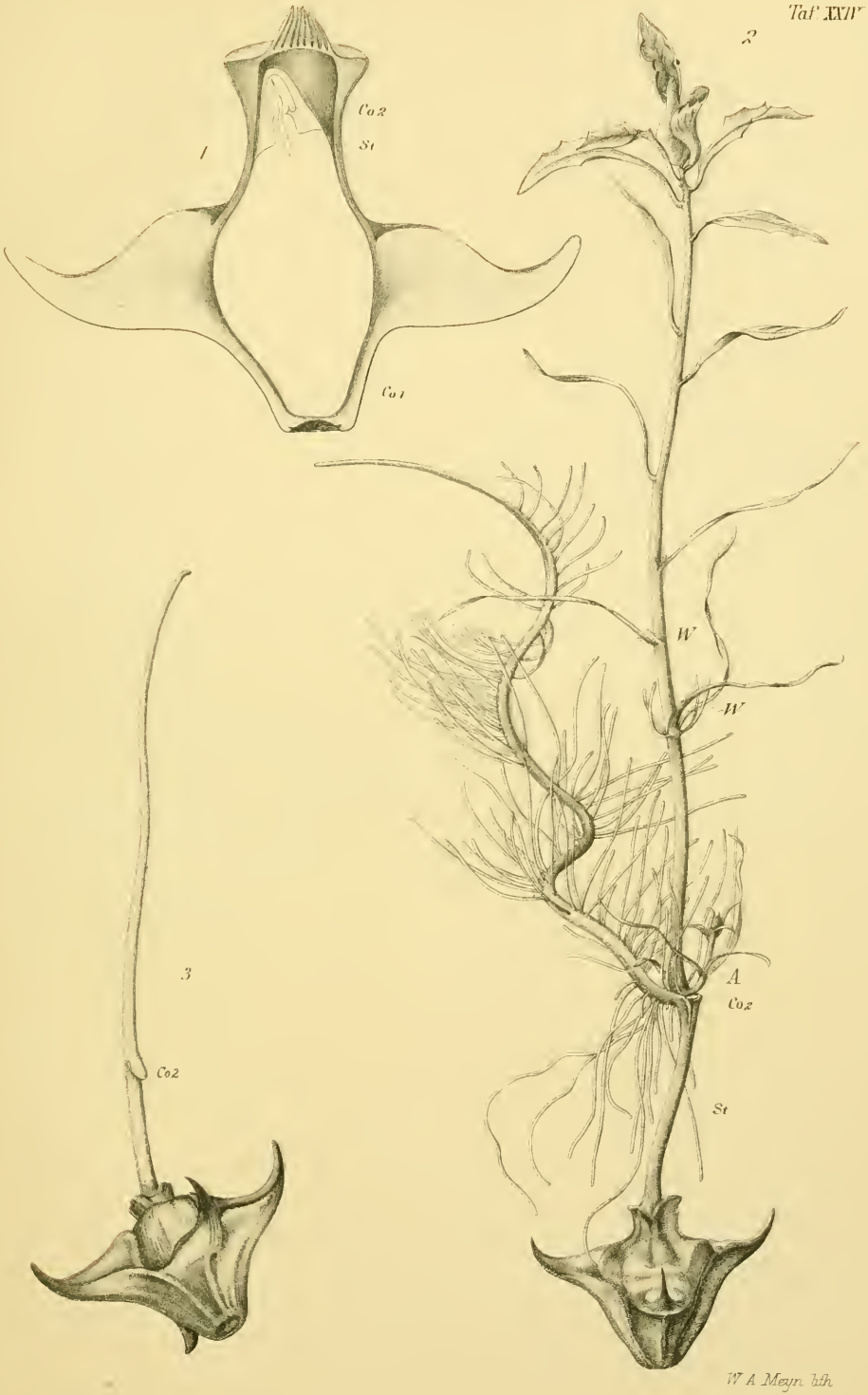


W. A. Meyn, Lith. Inst., Berlin


2
3
4
5
1
Sp.
D
K
6
S
S
D
7
Sp
8
D
S
9
10


1
s
m
2
s
m
3
k
t
4
5
6
dr.
k
k'
7
dr.
8
9
10
11
12
13
14


1
m
2
m
3
m
t
t
t
t
4
m
m
5
m
6
m
7
8
9
10
11
12
13
14


1
Co 2
St
Co 1
2
W
W
A
Co 2
St
3
Co 2
W A Meyn lith.

W.A Meyn lith

Goebel, K.

PFLANZENBIOLOGISCHE SCHILDERUNGEN

VON

DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK

UND DIREKTOR DES BOTANISCHEN GARTENS ZU MÜNCHEN.

W. H. O.
WOODS HOLE MASS.

BIOLOGICAL LABORATORY LIBRARY

ZWEITER TEIL.

ERSTE LIEFERUNG.

MIT 57 HOLZSCHNITTEN UND TAFEL X—XXV.

MARBURG

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1891.

In gleichem Verlage ist erschienen:

FLORA

oder

Allgemeine Botanische Zeitung.

Früher herausgegeben

von der

Königl. Bayerischen Botanischen Gesellschaft

in Regensburg.

Neue Reihe 47.—49. Jahrgang

oder

der ganzen Reihe 72.—74. Jahrgang (1889—1891).

Herausgeber:

Prof. Dr. K. Goebel.

Die „Flora“ oder „Allgemeine Botanische Zeitung“ erscheint in zwanglosen Heften. Der Jahrgang enthält mindestens 30 Bogen Text und etwa 18 Tafeln.

Die „Flora“ kann zum Preise von 18 Mark für den Band durch jede Buchhandlung des In- und Auslandes bezogen werden.

Druck von Pöschel & Trepte in Leipzig.